21 x Pr 260

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la Terre

TOME XVI

FASCICULE 3 ET DERNIER

Jean-Pierre CUIF

ÉTUDE ONTOGÉNIQUE DE QUELQUES MADRÉPORAIRES *CARYOPHYLLIDAE* ACTUELS ET FOSSILES

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1968

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Tome XVI, Fasc. 3 et dernier

ÉTUDE ONTOGÉNIQUE DE QUELQUES MADRÉPORAIRES *CARYOPHYLLIDAE* ACTUELS ET FOSSILES

par
Jean-Pierre CUIF

SOMMAIRE

INTRODUCTION 103

PRÉLIMINAIRE : Indications sur les techniques utilisées 104

CHAPITRE I. — Ontogenèse du genre *Caryophyllia* Lmk 105

Généralités 105

Première partie : genre *Caryophyllia* s.s. 106
A. Description des échantillons étudiés 106
B. Attribution spécifique 109
C. Ontogenèse 109
D. Conclusion 116

Seconde partie : genre *Ceratocyathus* 117
A. Généralités 117
B. Description des échantillons étudiés 118
C. Détermination spécifique 119
D. Ontogenèse 119

Conclusion : résultats de l'étude du genre *Caryophyllia* 124

CHAPITRE II. Ontogenèse du genre *Ceratotrochus* M. Edw. & H. 127

Généralités 127

Première partie : genre *Ceratotrochus* proprement dit 127
A. Description des polypiers étudiés 128
B. Attribution spécifique des échantillons 130
C. Ontogenèse 130
D. Conclusion 131

Seconde partie : sous-genre *Edwardsotrochus* Chevalier 135
A. Généralités et subdivision des échantillons 135
B. Ontogenèse 137
C. Conclusion 145

Conclusion : résultats de l'étude du genre *Ceratotrochus* 146

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III. — Genre *Paracyathus* M. Edw & H..... 149

Première partie : *Paracyathus turonensis*..... 149

Deuxième partie : *Paracyathus caryophyllus*..... 152

CONCLUSION GÉNÉRALE..... 155

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

Cette étude fait partie d'une série de recherches entreprises à l'Institut de Paléontologie du Museum national d'histoire naturelle et sous la direction de J. Alloitesu, sur l'ontogenèse des Madréporaires actuels et fossiles.

Il peut paraître superflu de rappeler que l'ontogenèse est l'élément fondamental de la classification de ce groupe, puisque, depuis plus d'un siècle, les nombreux et très divers essais de systématique y ont presque tous reconnu une séparation en deux ensembles majeurs fondés sur le mode de développement de l'appareil septal.

Or, on constate rapidement que les données précises sur cette question essentielle sont extrêmement réduites.

En premier lieu, les mémoires de Milne-Edwards et Haime (1848) et de Kunth (1869), ainsi que les « lois » qui en sont issues, sont établis à partir d'un examen entièrement superficiel des échantillons, posant comme principe d'interprétation, que l'âge des éléments radiaires est proportionnel à leur taille. Cette méthode, qui suffit néanmoins à Semper (1872) pour mettre en évidence de nombreux cas où les « lois de Milne-Edwards » ne pouvaient s'appliquer, révéla rapidement son insuffisance.

Dès 1873, Lacaze-Duthiers dénonce l'erreur méthodologique consistant à mettre en série des polypiers de tailles différentes, en posant *a priori* qu'ils représentent les stades successifs d'une même espèce. Chez cet auteur apparaît pour la première fois le souci de réunir des observations portant sur les modalités de la mise en place de l'appareil septal d'un seul échantillon, suivi tout au long de son ontogenèse. L'étude de l'embryogenèse, telle qu'elle fut pratiquée par Lacaze-Duthiers, permet des observations directes portant sur les stades initiaux, mais se trouve limitée par la perte de transparence de la larve. Les possibilités de la radiographie dans ce domaine ne semblent pas avoir été exploitées.

La méthode des sections sériées, qui est pleinement adaptée au mode d'édification du squelette des Madréporaires, n'a été, jusqu'ici, que très peu employée. M. Lecompte dénombrait en 1952, une dizaine d'espèces paléozoïques pour lesquelles on possède une connaissance plus ou moins complète du développement de l'appareil septal. En ce qui concerne les formes post-paléozoïques, les données sont plus réduites encore.

J. Alloitesu (1959) a montré quel parti on pouvait tirer des premiers résultats obtenus dans son laboratoire, et l'intérêt d'une extension des connaissances précises dans ce domaine pour une discussion des points fondamentaux de la systématique du groupe.

BIBL DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PRÉLIMINAIRE

Indications sur les techniques utilisées :

La valeur des informations recueillies au cours de ce genre de recherche dépend, dans une très large mesure, des soins apportés à la réalisation des sections. En premier lieu, il est évidemment indispensable que les plans d'examen successifs des polypiers restent perpendiculaires à leur axe de croissance, ce qui implique :

un contrôle visuel de la position de l'échantillon tout au long de son étude;

une possibilité de réorientation de la préparation par rapport à la surface d'abrasion de l'appareil à sections sériées.

Pour obtenir ce résultat, les échantillons ont été inclus dans une résine transparente, dont il existe actuellement une très grande variété : parmi les plus favorables, citons :

un polyester : RHODESTER 1108 CPSL, de Rhône-Poulenc, particulièrement limpide après polymérisation;

une résine époxyde : ARALDITE AY 103, avec durcisseur HY 951, surtout utilisée pour la préparation de lames minces dans les échantillons fragiles.

Les sections ont été réalisées sur une machine pourvue d'un porte-échantillon goniométrique. Il s'agit en fait d'une rectifieuse en usage dans l'industrie (marque STRAMA, Biel, Suisse) modifiée pour les besoins du Laboratoire : le porte objet est orientable dans toutes les directions de l'espace, le contrôle de la position de l'échantillon étant assuré en utilisant niveaux à bulles, cales d'épaisseur, etc... Le plan d'abrasion, d'orientation fixe, est représenté par la surface d'une meule diamantée à grain fin, dont la descente verticale est contrôlée par un volant gradué en centièmes de millimètres, précision très suffisante pour cette étude.

D'autre part, en ce qui concerne les méthodes d'observation, on a utilisé les techniques usuelles augmentant les contrastes entre les différentes zones des sections :

observations en milieux liquides variés;

couverture de la section par le beaume du Canada et une lamelle, procédé qui a donné d'intéressants résultats.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE DE L'ONTOGENÈSE DU GENRE *CARYOPHYLLIA* LAMARCK

GÉNÉRALITÉS

Espèce-type : *Madrepora cyathus* Ell. et Sol. 1786.

Synonymie : 1786, *Madrepora cyathus* Ellis et Solander (p. 150, pl. 28, f. 7).
1801, *Caryophyllia cyathus* (Ell. et Sol.) Lamarck (p. 370).
1815, *Galatea cyathus* (Ell. et Sol.) Oken (t. 1, p. 72).
1820, *Anthophyllum cyathus* (Ell. et Sol.) Schweigger (p. 417).
1834, *Cyathina cyathus* (Ell. et Sol.)Ehrenberg (p. 76).
1848, *Cyathina cyathus* (Ell. et Sol.) Milne-Edwards et Haime (p. 287, pl. 4, f. 1, 1*a*, 1*b*, 1*c*, 1*d*).
1857, *Caryophyllia cyathus* (Ell. et Sol.) Milne-Edwards (t. 2, p. 13).

Le genre *Caryophyllia* a été créé par Lamarck en 1801 (*Système des animaux sans vertèbres*, p. 370), puis repris par lui dans son *Histoire naturelle des animaux sans vertèbres* (t. II, p. 226), sans être défini avec précision. Adopté successivement par De Blainville, Bronn et Risso, avec des acceptions très variées, il devait être définitivement fixé par Stockes en 1828 (*Journ. Zool.*, t. III, p. 486), avec pour type *Caryophyllia cyathus* Ell. et Sol., 1786.

Or, en 1834, Ehrenberg crée, pour cette même espèce, le genre *Cyathina*, qui devait être repris par Philippi, Dana ainsi que Milne-Edwards et Haime (1848). Ces deux auteurs proposèrent alors de conserver, par exception aux règles de nomenclature, le terme de *Cyathina*, au lieu de *Caryophyllia* qui lui était antérieur, accentuant le risque de confusion par le fait qu'ils employaient *Caryophyllia* pour réunir des espèces très différentes, classées par eux dans la famille des *Astaeinae*.

Dans son *Histoire naturelle des Coralliaires* (1857), Milne-Edwards revint à une application plus stricte de la loi de priorité, accepte le genre défini par Stockes, et donne de l'espèce-type une description qui, du point de vue morphologique, a conservé toute sa valeur. L'essentiel en est le suivant :

« Polypier droit ou très légèrement incliné, à base large, élevé, quelquefois subcylindrique.

Côtes planes, sub-égales, distinctes seulement près du calice; surface extérieure comme vernissée.

Calice sub-circulaire à fossette peu profonde.

Columelle fasciculaire, légèrement oblongue.

Cinq cycles de cloisons.

Six systèmes dont deux n'ont que quatre cycles. Quelquefois, dans les grands systèmes, l'une des moitiés est dépourvue de cloisons du dernier cycle.

Cloisons assez larges, à bord arqué en haut et en dedans, des grains très peu visibles sur les faces.

Palis situés devant les cloisons de quatrième et cinquième ordre, tous égaux et également rapprochés de la columelle, médiocrement larges, arrondis en haut, libres dans une grande étendue. Des grains très gros sur leurs faces. »

BIBL. DU MUSEUM D'HIST.
Source : MNHN, Paris

Bien que le genre *Caryophyllia* Lamarck puisse être considéré comme bien connu, il règne encore actuellement une certaine ambiguïté quant à ses limites exactes. En particulier, le terme *Ceratocyathus* Seguenza, 1863, dont nous aurons à étudier une espèce, a été conçu comme un genre distinct par son auteur, tandis que, pour ne citer que des opinions récentes, J. Vaughan et W. Wells (1943, p. 203) le considèrent comme synonyme de *Caryophyllia*, tandis que J.-P. Chevalier (1961, p. 337), l'en distingue comme un sous-genre.

L'étude ontogénique pouvant apporter des arguments en faveur de l'une de ces trois opinions, nous avons, sans préjuger de sa valeur, repris le terme de Seguenza comme genre, et considérerons donc successivement *Caryophyllia* s. s. et *Ceratocyathus*.

PREMIÈRE PARTIE
CARYOPHYLLIA Lmk s. s.

Espèce étudiée : *C. cyathus* Ell. et Sol.

A. Description des échantillons. — Il a été possible d'étudier complètement deux échantillons provenant des collections du Laboratoire de Malacologie du Muséum national d'Histoire naturelle (1). Le premier a été récolté à La Calle (Algérie), le second dans le golfe du Lion. Ils présentent quelques différences morphologiques qui seront signalées au passage dans la description suivante :

Figurations relatives à ces échantillons :

Figures du texte : T. F. 1, p. 109 et T. F. 2, p. 112.
Planches du texte : pl. 1, p. 108; pl. 4, p. 112, f. 1; pl. 2 et 3, p. 114 et 115.
Planches hors texte : pl. I, f. 1, 2, 3 et pl. II, f. 1 à 6.

Polypier solitaire, subcylindrique, presque rectiligne, la base seule étant incurvée, toujours largement fixé par une sole encroûtante très développée.

Vers le haut, il s'épanouit plus ou moins en un calice presque circulaire pour l'échantillon n° 1, elliptique pour le n° 2 (rapport des axes, 1,4/1).

Mensurations	Hauteur	Dimensions de la section	
	cm.	max.	min.
Éch. n° 1	3,1	1,6–1,9	0,9–0,8
Éch. n° 2	3,6	1,4 1,1	0,8–0,7

Les bords périphériques des éléments radiaires sont visibles dans le tiers supérieur du polypier et déterminent une costulation régulière qui s'atténue très rapidement vers la base. L'ornementation fine est formée de petits granules arrondis, extrêmement réguliers, disposés en rangées transversales sur les bords externes des éléments radiaires, et irrégulièrement, mais avec une densité constante, dans la partie inférieure du polypier. Cette disposition, bien visible sur l'échantillon figuré pl. 1, f. 3, est beaucoup moins nette sur la f. 1. L'ornementation n'en est pas moins absolument identique, mais se trouve masquée par une pellicule transparente qui lui donne cet aspect vernissé dont parle Milne-Edwards (1857, p. 13).

Face calicinale. — Le calice est sub-circulaire et présente une dépression profonde, de section elliptique, dont le centre est occupé par un organe axial chicoracé typique. Dans le sillon annulaire entourant l'organe axial, limité par les bords internes des éléments radiaires se trouvent les « palis ». On compte 80 éléments radiaires, répartis apparemment en 20 systèmes ternaires.

Éléments radiaires. — Ce sont des costo-septes droits et compacts. La ligne de divergence est assez proche de la muraille et, si les éléments majeurs sont assez nettement exserts, ceux de second et troisième ordre (apparents), ne dépassent que de très peu le bord supérieur

(1) J'exprime mes remerciements à M. le Professeur Fischer qui m'a très libéralement donné accès à ses collections.

Source : MNHN, Paris

de la muraille. (En réalité, nous verrons que les éléments radiaires sont répartis en cinq cycles.)

Ces costo-septes présentent leur épaisseur maximale au niveau de la muraille. Tous possèdent une partie costale courte, à extrémité périphérique arrondie.

Au contraire, la section des septes varie avec leur rang :

— chez les éléments radiaires mineurs, le septe reste mince, régulièrement atténué, très peu ondulé;

— chez les éléments de second ordre apparent (en face desquels se trouvent les palis) la section semble fortement rhopaloïde, le renflement « en massue », prenant souvent un volume comparable à celui du pali lui-même;

— la partie distale des éléments radiaires majeurs conserve une forte épaisseur sur toute sa longueur, et se termine par un bord interne arrondi.

L'ornementation des faces latérales est peu accentuée : elle consiste en granules arrondis très atténués, disposés en rangées sub-parallèles aux bords interne et distal. La bordure interne, toutefois, est beaucoup plus ornementée : elle porte de fortes nodosités, disposées en une ou deux séries verticales, qui donnent aux éléments radiaires, vus de la face calicinale, cet aspect faussement rhopaloïde. Ces nodosités sont particulièrement développées sur les éléments radiaires en face desquels se trouvent les palis. Ceux-ci sont également très ornementés : ils portent de forts granules, à base large, pl. 1, f. 1. Sur l'échantillon n° 1, deux des vingt palis présentaient un aspect presque hélicoïdal sur l'interprétation duquel nous reviendrons (pl. 1, f. 2, p. 108).

Histologie. — Les éléments radiaires présentent la structure histologique que J. Alloiteau a reconnue comme typique des Caryophyllidae : poutrelles extrêmement petites (distance entre deux centres voisins de 30 à 35 mic.) dont les centres punctiformes sont disposés en une seule file à peu près rectiligne dans la région septale, en zig-zag irréguliers au niveau de la muraille et des côtes. Les fibres sont groupées en faisceaux aigus, sub-parallèles, normaux aux faces latérales des septes qu'ils édifient. Une lame réalisée dans le quart supérieur du polypier permet de mettre en évidence les faits suivants (pl. 1, p. 108, f. 3) :

Chez les septes majeurs, d'ordre 1 et 2, très épais, il existe plusieurs lignes de discontinuité soulignées parfois par un dépôt sombre de matière organique, qui donnent cet aspect en « écaille » que signale J. Alloiteau (1958, p. 141). Cette zonation correspond visiblement à un mode de croissance non continu, la direction des fibro-cristaux nouvellement parus présentant parfois une légère différence angulaire avec ceux de la génération précédente. Le fait que, dans tous les éléments radiaires d'un polypier donné, ces zones ont à peu près la même fréquence chez les septes de même rang, et que cette répartition varie d'un polypier à l'autre apporte un argument à l'appui de cette interprétation. Si l'on se limite à l'observation des éléments radiaires proprement dits, les poutrelles sont apparemment disposées en un seul système divergent. Nous verrons toutefois que l'étude ontogénique, complétée par l'histologie de l'ensemble de la section du polypier, nous conduira à modifier complètement cette interprétation.

Nous pouvons néanmoins faire remarquer dès à présent, que les palis, considérés en tant que tels, et sans préjuger de leurs rapports avec les éléments radiaires en face desquels ils se trouvent, forment un système divergent bien individualisé. Les poutrelles qui les constituent ont rigoureusement les mêmes caractéristiques que celles des septes. Il en est de même d'ailleurs des lamelles hélicoïdales constituant l'organe axial.

Muraille. — Il convient ici de distinguer :

— La muraille proprement dite, qui est septothécale par épaississement de la région périphérique des costo-septes. Le contact entre les éléments radiaires n'est pas toujours parfaitement réalisé, surtout dans les parties supérieures du polypier : leur union est alors assurée par un tissu interstitiel.

— La muraille embryonnaire dont la structure histologique est différente. Aspect granulaire, continuité entre les septes et la région murale (disposition probablement de type archaeothécal.

— Une épithèque à structure concentrique bien caractérisée, plus ou moins développée : c'est elle qui donne à ce polypier son aspect « vernissé ».

— Les formations sclérenchymateuses sous-épithécales, qui prennent un développement

Source : MNHN, Paris

Planche 1

FIG. 1. — Élément radiaire et lobe paliforme (type normal), de *Caryophyllia cyathus*, Ell. & Sol. (G. 12).
FIG. 2. — Élément radiaire de *C. cyathus* dont le lobe paliforme, inclus dans la columelle a pris un aspect hélicoïdal (G. 12).
FIG. 3. — Histologie des éléments radiaires de *C. cyathus* (G. 25).
FIG. 4. — Histologie du sclérenchyme sous-épithécal de *C. cyathus* (G. 75).

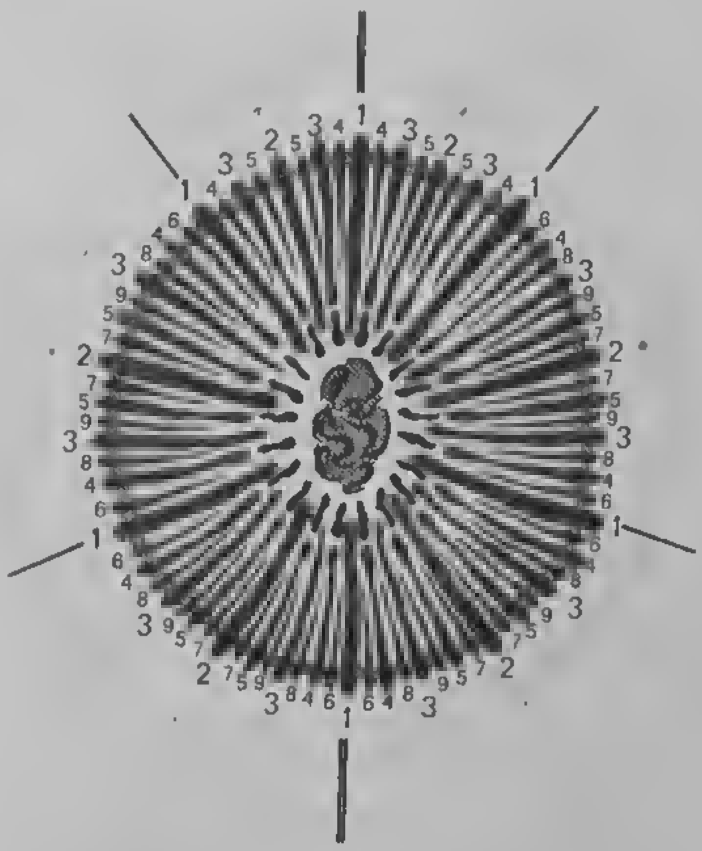
Source : MNHN, Paris

considérable vers la base du polypier, lui donnant cet aspect sub-cylindrique très caractéristique. Cette formation résulte de la superposition de couches concentriques d'éléments fibro-radiés organisés autour de centres de calcification (pl. 1, f. 4, p. 108).

B. Attribution spécifique. — Malgré leurs très légères différences morphologiques (peut-être imputables à des conditions écologiques assez différentes), ces deux échantillons appartiennent sans aucun doute à l'espèce type du genre *Caryophyllia : C. cyathus* Ell. et Sol.

C. Étude ontogénique. — L'étude ontogénique de cette espèce est particulièrement intéressante car, dans le premier mémoire de leurs Recherches sur les Polypiers, Milne-Edwards et Haime citent très souvent *Caryophyllia cyathus* comme référence. Qui plus est, ils ont figuré (pl. 4, f. 1*b*, 1*c*, 1*d*) les principales étapes du développement de cette forme, et en ont donné (p. 85) une interprétation en conformité avec leur théorie de l'apparition cyclique. Il se trouve que l'échantillon n° 1 (le seul dont la face calicinale soit suffisamment bien conservée pour permettre une étude précise), possède 80 éléments radiaires, exactement comme celui auquel se réfèrent Milne Edwards et Haime.

Ce calice est figuré pl. I, f. 2. C'est également d'après cette photographie qu'est dessinée la T. F. 1 sur laquelle on a porté les numéros d'ordre des éléments radiaires, selon la théorie de Milne-Edwards et Haime.



T.F. 1. — Face calicinale de l'échantillon n° 1, interprétée selon les lois de Milne-Edwards et Haime. Les numéros indiquent l'ordre d'apparition des éléments radiaires.

Cette figure reproduit donc exactement celle qui est donnée par ces auteurs pl. 4, f. 1 *b*. Selon eux, elle résume également l'ontogénie du polypier qui serait la suivante.

Un premier cycle de cloisons détermine 6 chambres primaires notées (1-1). Ces cloisons portent ici le n° 1. Elles apparaîtraient simultanément, ne formant donc qu'un seul ordre. L'ensemble des cloisons apparaissant dans une même chambre primaire forme ce qu'on appelle un système.

Source : MNHN, Paris

A l'intérieur de ces chambres primaires apparaît un second cycle de cloisons (également formé d'un seul ordre), auxquelles on affecte le n° 2. Elles partagent les chambres primaires notées (1·1) en deux parties homologues (1·2).

N° 3 : douze septes du troisième cycle, apparus en une seule fois (un seul ordre), dans les chambres (1·2). A ce stade à 24 éléments radiaires correspond la première figure donnée par Milne-Edwards et Haime (1848, p. 86, et pl. 4, f. 1*c*). L'interprétation, déduite de la taille relative des septes, est en tous points conforme à la théorie. (La figure donnée par Milne-Edwards et Haime, de caractère assez schématique, est reproduite T.F. 2, p. 112, f. A.

A partir du quatrième cycle, les cloisons d'un cycle déterminé n'apparaissent plus en une seule fois, car (toujours selon Milne-Edwards et Haime), les chambres déterminées par les cycles précédents ne sont plus toutes similaires : on peut en effet distinguer dès maintenant des chambres (1·3) et (2·3).

Le quatrième cycle sera donc partagé en deux ordres : en effet « *les éléments radiaires apparaissent d'abord dans les chambres qui sont limitées par des septes dont la somme des numéros d'ordre est la plus faible* ». Ainsi le premier ordre du quatrième cycle (en réalité, donc le quatrième ordre) apparaîtra d'abord dans les chambres (1·3), dont la somme des numéros d'ordre (4) est inférieure à celle des autres chambres délimitées par l'apparition du troisième cycle : (2·3). Dans ces chambres apparaîtra le second ordre du quatrième cycle (noté 5) [seconde figure de Milne-Edwards et Haime (1*c*)].

Nous avons donc maintenant quatre sortes de chambres : (1·4) [Somme n° d'ordre 5], (4·3) [S. 7], (3·5) [S. 8], (5·2) [S. 7]. La somme des numéros d'ordre est donc insuffisante pour déterminer l'ordre d'apparition des cloisons dans chacune des chambres puisque deux d'entre elles parviennent au même total : (4·3) et (5·2). Cette difficulté est résolue par la cinquième loi de Milne-Edwards et Haime : « *les septes apparaissent d'abord dans les chambres qui possèdent le septe le plus ancien* » (plus faible numéro d'ordre). Nous aurons donc pour le cinquième cycle la succession suivante :

Premier ordre du cinquième cycle (noté 6), dans les chambres (1·4). Second ordre (noté 7), dans les chambres (5·2). Troisième ordre (noté 8), dans les chambres (4·3). Quatrième ordre (noté 9), dans les chambres (3·5).

Les auteurs de ce schéma ontogénique n'ont pas été sans relever de très nombreuses exceptions aux règles ci-dessus. En nous bornant au développement de *C. cyathus* ils observent que (1848 *b*) : « presque toujours les systèmes cloisonnaires sont inégaux » (p. 286) et ne trouvent ici que « six systèmes, dont deux n'ont que quatre cycles ». Bien plus, « quelquefois, dans les grands systèmes, l'une des moitiés est dépourvue de cloisons du dernier cycle ».

Reprenons la première de ces deux observations, et d'autre part, les figures 1*b* du mémoire de Milne-Edwards et Haime et 1 de ce texte. Nous notons que, sur ces deux faces calicinales, les deux systèmes à quatre cycles existent effectivement, mais de plus, **qu'ils sont voisins, ce qui confère aux calices une symétrie bilatérale.** Cette observation est encore appuyée par le fait que le plan de séparation de ces deux systèmes tétracycliques est également celui de l'allongement de la columelle.

La constance de ce plan de symétrie, relevé sur deux organes, apparemment indépendant, et observable même dans le cas d'une interprétation « cyclique » de l'appareil septal, permet de supposer, dès à présent, qu'il représente un élément fondamental de l'architecture du polypier de *C. cyathus*.

Ayant ainsi exposé le développement de *C. cyathus* tel qu'il est conçu par Milne-Edwards et Haime, il importe, avant d'envisager une étude ontogénique fondée sur l'observation de sections sériées, de poser dès à présent les remarques suivantes :

Les polypiers étudiés représentent des stades différents de formes appartenant *a priori* à la même espèce. Cette position de principe constitue une erreur de méthode fondamentale sur laquelle J. Alloiteau a très justement insisté (1959, p. 678).

Les examens des faces calicinales admettent, également *a priori*, l'idée que les dimensions d'un élément radiaire sont exactement proportionnelles à son âge. Pour ce principe, de même que pour l'apparition successive des ordres d'un même cycle, aucune vérification ne semble avoir été présentée par les auteurs de la théorie cyclique.

La méthode des sections sériées supprime ces deux causes d'erreurs en étudiant d'un bout à l'autre un échantillon déterminé, et en repérant les éléments radiaires dès leur première

Source : MNHN, Paris

manifestation, avec une beaucoup plus grande précision que l'observation superficielle. On n'exposera ici de façon détaillée que le développement de l'échantillon n° 1, particulièrement intéressant, nous l'avons vu, car il est rigoureusement identique à celui figuré par Milne-Edwards et Haime.

Les étapes principales du développement sont représentées par les planches 2 et 3, p. 114 et 115. Celles qui sont essentielles pour l'interprétation sont figurées sur les photographies planche II.

Ontogénie de *Caryophyllia cyathus* :

Section 1. — Pl. 2, f. 1, p. 114 et pl. II, f. 1, Diam. : 0,7 mm.

Ce stade, le plus ancien observé sur l'échantillon n° 1, présente une symétrie bilatérale accusée :

a. Présence (probablement apparente seulement, car la section suivante suggère une autre interprétation), d'un « axial septum » définissant le plan de symétrie, les régions droites et gauches étant partagées chacune en trois loges sensiblement égales par deux septes bien développés. On observe toutefois une légère prépondérance de deux d'entre eux, raison pour laquelle, tout en admettant que le développement des éléments radiaires ne soit pas suffisant pour indiquer leur ordre d'apparition, nous avons adopté la numérotation suivante :

— « axial septum » : 1^{1a}-1^{1b};
les deux septes (droit et gauche) les plus développés sont numérotés 1^2;
la troisième paire est numérotée 1^3.

En réalité, les exposants utilisés ici ne prendront leur sens que lorsqu'ils seront justifiés par les phases suivantes du développement. Pour l'instant, la première génération d'éléments radiaires correspond assez bien au premier « cycle » de Milne-Edwards, dont nous n'avons pu saisir la mise en place. Les différences entre les éléments radiaires y sont trop faibles pour être interprétées avec une probabilité suffisante.

b. Dans les chambres primaires (1^{1b}-1^3), deux septes assez développés, premiers éléments d'un second « cycle » : notés 2^1.

Dans les chambres (1^2-1^3), la seconde paire d'éléments radiaires, dont le développement est nettement moins avancé : notés 2^2.

Les chambres (1^{1a}-1^3) sont encore non divisées.

Section 1 bis. — Cette section, figurée pl. 4, f. 1, p. 116, a été observée en lame mince. C'est elle qui a permis d'obtenir les données histologiques relatives à la protothèque, et elle fournit d'autre part d'intéressantes indications sur l'axial septum.

Elle est environ 0,25 mm plus distale que la précédente : les éléments radiaires n'ont que peu évolué : une inflexion de la muraille indique le début de la croissance des septes 2^2.

Organe axial. — On observe que le septe médian (« axial septum ») est dès ce stade fragmenté en trois : les deux régions distales forment les septes proprement dits, qui seront notés 1^{1a} et 1^{1b}. La partie moyenne isolée représente donc une columelle styliforme, d'origine pariétale.

Section 2. — Pl. 2, f. 2, p. 114 et pl. II, f. 2. Diam. : 0,9 mm.

La seconde « génération septale » se complète par l'apparition et le développement des septes du deuxième cycle des chambres (1^1-1^3). Notés : 2^2.

Mais, dès cette section, dans les chambres (1^{1b}-2^1), apparaissent les indications du développement d'une troisième génération septale. Ces éléments, notés 3^1, apparaissent par paires, de part et d'autre des septes 2^1.

De la sorte, le début du troisième « cycle » et la fin du second sont extrêmement rapprochés, sinon confondus. C'est un premier exemple du **chevauchement des générations septales**, phénomène qui ira s'accentuant au cours du développement.

Organe axial. La columelle styliforme dont nous avons vu l'origine section 1 *bis*, se trouve dès maintenant mêlée aux anastomoses qui commencent à se produire entre les septes majeurs, et perd toute individualité.

Section 3. — Pl. 2, f. 3, p. 114 et pl. II, f. 3. Diam. : 1,1 mm.

Les éléments radiaires 2^1 ont pris ici une importance équivalente à celle des septes de la génération précédente, supérieure même aux 1^2, et les septes 3^1 ont suivi cet accroissement préférentiel,

Source : MNHN, Paris

Très légère indication du développement des septes 3^s.

La polarité que nous avons observée concernant le développement des éléments radiaires se retrouve dans leur croissance. La conjugaison de ces deux phénomènes fournit la base de l'interprétation du développement.

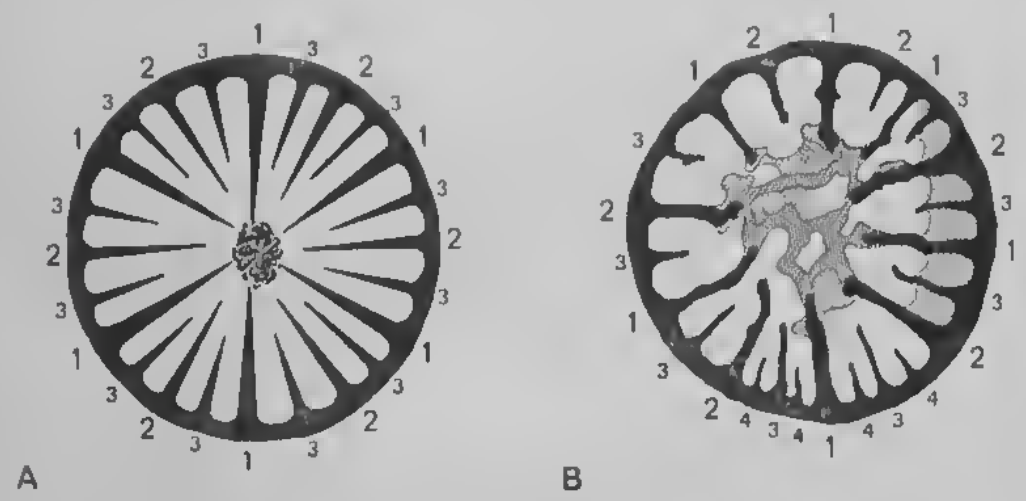
Section 4. — Pl. 2, f. 4, p. 114. Diam. : 1,1 mm.

Apparition dans les chambres (1^{1b}-3^1) et (3^1-2^1), des éléments radiaires de la quatrième génération. Notés 4^1. Ils apparaissent simultanément par paires, de part et d'autre du plan de symétrie.

Section 5. — Pl. 2, f. 5, p. 114 et pl. II, f. 4 et texte-fig. 2 B. Diam. : 1,8 mm.

Bien que cette section ne montre pas de modification profonde par rapport à la précédente, elle est particulièrement importante car elle donne, pour la première fois, l'occasion de confronter une interprétation donnée par Milne-Edwards et Haime eux-mêmes, basée sur leur théorie et issue d'observations limitées à la face calicinale, avec une interprétation fondée sur la connaissance des stades antérieurs.

La figure ci-dessous réunit côte à côte le schéma de Milne-Edwards et Haime (pl. 4, f. 1*c* de leur mémoire) et le dessin de cette section, telle qu'elle est représentée pl. 2, f. 5, p. 108.



T.F. 2. — *a.* Reproduction de la figure donnée par Milne-Edwards et Haime (1848, pl. 4, fig. 1 *c*) et interprétée comme un stade jeune de *Caryophyllia cyathus*. Les numéros indiquent l'ordre d'apparition des septes tel qu'il est déduit de leur taille relative.

b. Section correspondant à la figure *a*, observée sur l'échantillon n° 1. Le nombre d'éléments radiaires est identique, les rapports de tailles entre eux sont comparables à ceux observés sur la figure de Milne-Edwards. L'interprétation, fondée sur la connaissance des stades antérieurs en est toute différente.

Pour les auteurs des « Recherches », ce stade à 24 éléments radiaires correspond parfaitement au développement des trois premiers cycles, tous complets.

L'étude ontogénique montre au contraire :

a. Que seuls les premier et second « cycles » sont complètement développés;
b. Que le troisième est présent dans les chambres (1^{1b}-2^1), (2^1-1^s), (1^s-2^2) et (2^s-1^s);
c. Que le quatrième « cycle » est déjà représenté (bien que le troisième ne soit pas complet), et est apparu dans les chambres (1^{1b}-3^1) et (3^1-2^1).

Conclusion partielle. — En réalité, les cycles que Milne-Edwards reconnaît dans la figure 1*c* de la planche 4 (équivalent de la section 5), **ne sont pas homogènes** : *ils renferment en effet des éléments non homologues*. Exemple : le troisième cycle de Milne-Edwards et Haime est constitué de septes des quatrième, troisième et deuxième cycle. (Nous retrouvons tout à fait la remarque de Lacaze-Duthiers sur l'impossibilité de déterminer l'appartenance d'un élément radiaire à un cycle déterminé sur la simple considération de sa taille.)

Nous avons là une première indication du caractère ambigu de la notion de *cycle*.

Source : MNHN, Paris

Si l'on conserve le terme de « cycle » en considérant comme tel l'ensemble des éléments radiaires partageant en deux des chambres homologues, on constate alors que ce terme perd la majeure partie de son sens puisque l'apparition de ces éléments radiaires ne se fait pas simultanément : n'est donc pas « cyclique » au sens où l'entendaient Milne-Edwards et Haime.

Par contre, le terme cycle pris dans une acception beaucoup moins précise, peut servir à désigner l'ensemble des éléments radiaires qui, à un moment donné, ont une importance équivalente dans la réalisation de l'appareil septal du polypier.

La confusion constamment faite par Milne-Edwards et Haine, entre cycle morphologique et cycle d'éléments homologues, est évidente.

Suite de l'ontogénie de Caryophyllia cyathus :

Section 6. — Pl. 2, f. 6, p. 114. Diam. : 2,4 mm.

Apparition des éléments radiaires 3^3 dans les chambres (1^{3a}-2^3) et (3^3-1^3), qui terminent le troisième « cycle ».

Développement des 4^2 dans les chambres (2^1-3^1) et (3^1-1^3).

Section 7. — Pl. 2, f. 7, p. 114. Diam. : 2,9 mm.

La quatrième génération (cycle), poursuit son développement : apparition des septes 4 dans les chambres (1^3-3^2) et (3^2-1^3).

Section 8. — Pl. 2, f. 8, p. 114. Diam. : 3,6 mm et pl. II, f. 5.

Nous retrouvons à nouveau une section correspondant à une interprétation de Milne-Edwards et Haime figurée par eux pl. 4, f. 1*d* de leur mémoire.

L'explication proposée pour cette figure est d'ailleurs très révélatrice des difficultés que ces auteurs ont éprouvées lors de l'application de leur théorie. Ils sont contraints, en effet, d'admettre ici que, « dans deux des systèmes, le quatrième cycle n'est pas développé ».

L'examen de la figure 1*d* montre que, là encore, les deux systèmes incomplets sont juxtaposés, ce qui confère au septe majeur qui les sépare le rôle de plan de plan de symétrie. Il se produit ici une coïncidence partielle entre l'interprétation de Milne-Edwards et Haime et celle tirée de l'observation des stades ontogéniques. Ceci est dû au fait que la polarité organogénique qui a connu son maximum à la section 4 se trouve déjà atténuée : quatre des systèmes sur six possédant les éléments radiaires des premier, second et troisième « cycles ».

Cet état sub-cyclique marque une pause dans le développement de l'appareil septal et la situation représentée f. 8 va se poursuivre durant une longue période au cours de laquelle on n'observera aucune évolution structurale profonde mais simplement :

— une augmentation régulière du diamètre du calice;

— une régularisation des tailles relatives des éléments radiaires **qui accentue leur caractère de cycles morphologiques.**

On note, de plus, une évolution dans l'ornementation des faces latérales des vingt éléments radiaires du cycle majeur : il se produit une différenciation en deux régions, les granules de la moitié interne s'hypertrophient et forment de grosses nodosités, bien visibles sur la photo, 6, pl. II.

D'autre part, et peut être en relation avec la formation de ces nodules, les bords internes des éléments radiaires, s'anastomosent plus fortement. Il est difficile d'expliquer, pour l'instant, cette évolution qui s'interprétera facilement à la lumière de celle que subiront les septes de second ordre.

Section 11. — Pl. 3, f. 11, p. 115. Diam. : 5,4 mm.

Apparition du dernier cycle (insistons sur le fait qu'on ne conserve ici à ce terme qu'une signification morphologique).

Le pôle 1^{1b} à partir duquel, jusqu'à présent, s'était faite la mise en place des éléments radiaires successifs, conserve la prédominance car c'est également à partir de là qu'apparaissent les premiers S5. Mais on observe, à partir du pôle opposé 1^{1a}, apparition de septes qui vont former un second ensemble (flèches).

Les deux groupes ainsi réalisés vont se compléter par adjonction de nouveaux éléments à leur extrémité distale et finalement se rejoindre, complétant ainsi l'appareil septal qui, dès lors, possède le nombre définitif d'éléments radiaires (80).

Remarque sur l'existence du second pôle générateur :

On pourrait interpréter l'apparition des premiers septes au pôle 1^{1a} en observant

Source : MNHN, Paris

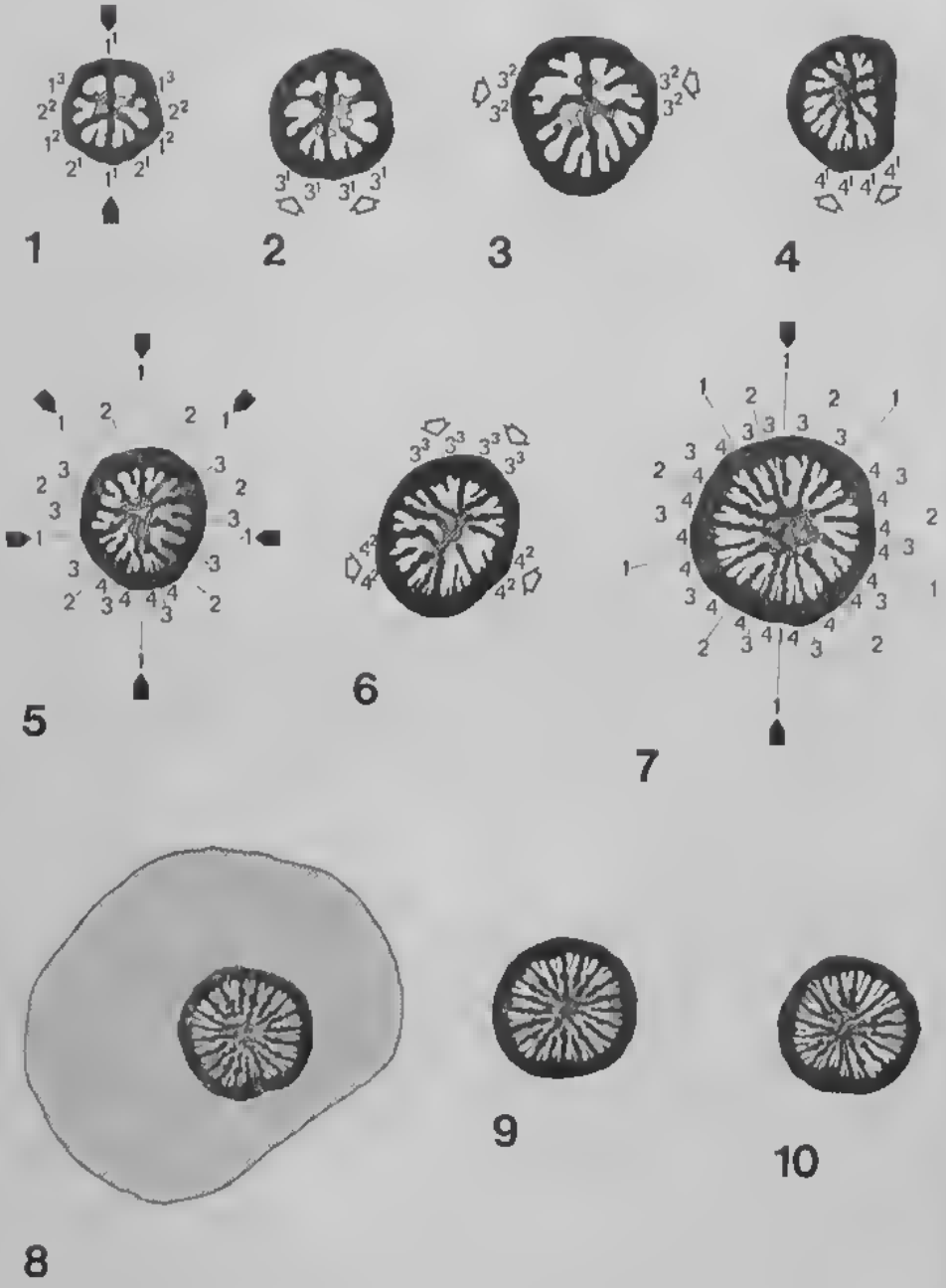


Planche 2

Figuration des principales sections de *Caryophyllia cyathus*.

Source : MNHN, Paris

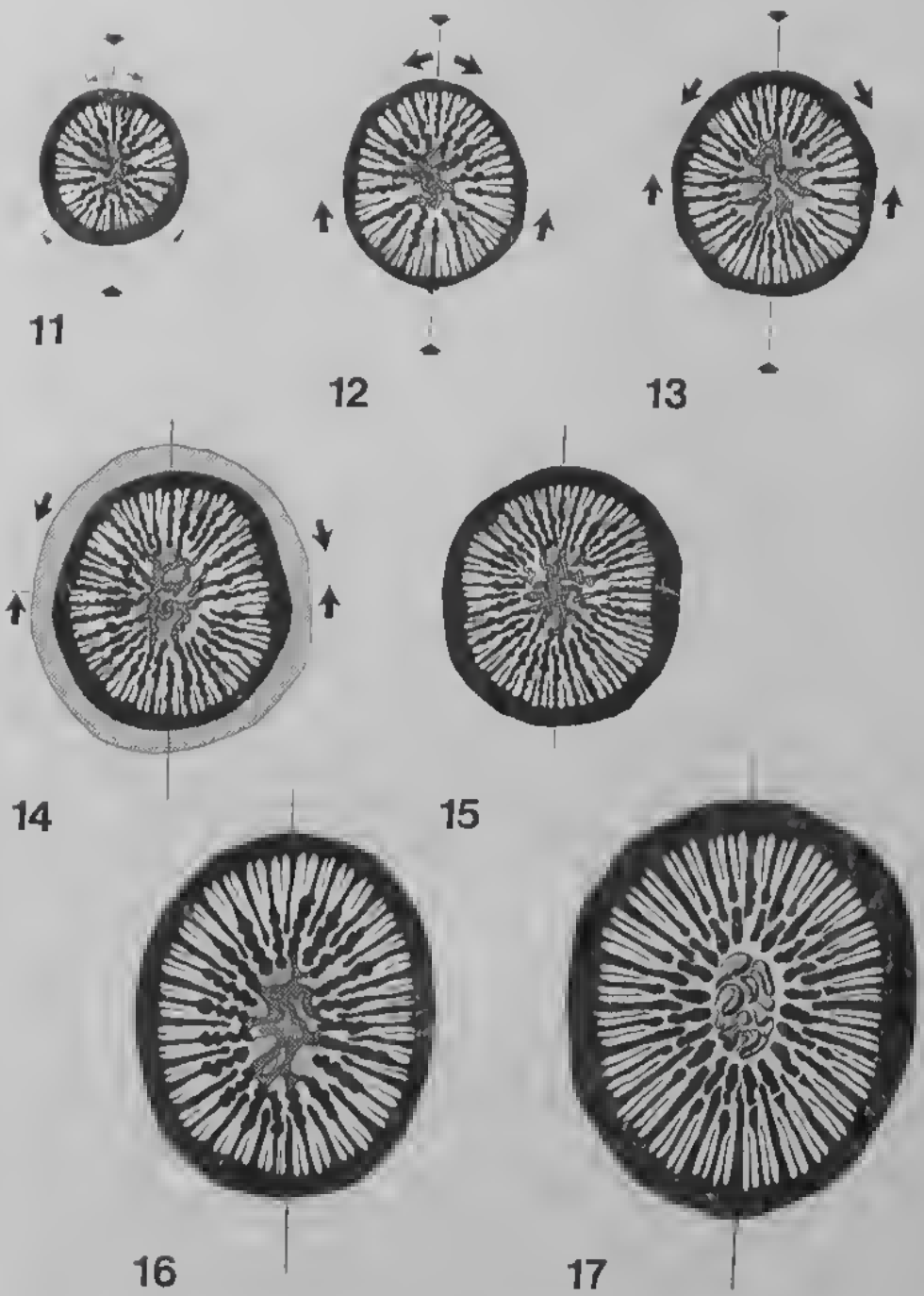


Planche 3

Figuration des principales sections de *Caryophyllia cyathus*.

Source : MNHN, Paris

qu'ils peuvent ne représenter en fait, que les derniers éléments du quatrième cycle, apparaissant à leur place normale. Il est bien évident qu'on peut toujours les considérer comme tels, mais dans ce cas, une fois remplies les chambres (1^{1a}-3^3), (3^3-2^3), (2^3-3^3), (3^3-1^3), leur apparition devrait cesser.

On constate qu'il n'en est rien, et ce fait fournit un nouvel exemple du mode de développement de l'appareil septal dont les éléments n'évoluent pas en fonction du « cycle » (sens Milne-Edwards) auquel on peut les rattacher, mais en rapport avec le cycle morphologique dans lequel ils se trouvent inclus du fait de l'existence de croissances différentielles.

Les sections 12-13-14-15, pl. 3, p. 115, correspondent à la mise en place du dernier cycle dont nous venons de parler.

Les éléments radiaires y poursuivent leur évolution : nous distinguerons, pour plus de commodité vingt septes « majeurs » (qui, nous l'avons vu, comportent en fait des éléments des premier, second et troisième cycles) et vingt septes de second ordre (troisième et quatrième cycle de Milne-Edwards).

Évolution des septes majeurs :

La section 11, pl. 3, p. 115 et la photo 6, pl. II, montrent qu'au moment de l'apparition des premiers éléments du dernier cycle, seuls les septes majeurs sont bien développés.

Nous y avons déjà signalé l'existence de deux régions morphologiquement différenciées. On constate que la région interne devient de plus en plus complexe, les anastomoses septales s'intensifient et édifient, dans l'axe du lumen une structure spongieuse que l'on ne peut interpréter que globalement (V. inf.).

Évolution des éléments de second ordre :

Ceux-ci, qui étaient très minces et peu ornés au niveau de la section 8, pl. 4, et pl. II, f. 5, subissent une forte croissance, qui les amène à une importance équivalente à celle des septes majeurs. Leur ornementation se différencie, de la même façon, en deux régions : une interne, hypertrophiée, une externe, normale (section 13).

Il se produit alors un phénomène remarquable d'inversion de taille, tel que les septes majeurs voient leur importance brusquement réduite par disparition apparente de la plus grande partie de leur région interne, de sorte que ce sont les éléments de second ordre qui paraissent prépondérants. Cependant, le volume de l'organe axial ne fait que croître, en particulier au moment ou se produit cette évolution de taille relative. Sur huit à neuf millimètres, on observe un développement continu de la région interne (sections 13, 14, 15, 16), et, au niveau de la section 17, on constate très clairement que la plus grande partie de cette région se détache vers l'intérieur, constituant la couronne de palis.

Conclusion partielle :

Le parallélisme de l'évolution des deux cycles principaux est évident. On est naturellement conduit à penser que cette région interne, qui se différencie de façon identique (par hypertrophie de son ornementation) dans les deux cycles d'éléments radiaires, y évolue de la même façon. On peut donc mettre en rapport le changement de taille enregistré à la section 13, où les éléments radiaires majeurs perdent une partie importante de leur région interne, avec une émission de palis, tout à fait semblable à celle qui se produit au terme de l'ontogenèse, pour les septes du second cycle. Des arguments histologiques, dont la précision apporte un important appui à cette hypothèse, seront fournis pour l'examen des échantillons de *Ceratocyathus*.

On établit de la sorte, quoique de façon assez indirecte, une homologie entre la structure columellaire (au moins particllement), et les palis, issus tous deux du bord interne des éléments radiaires.

Cette conclusion relative à l'émission de palis par les éléments radiaires majeurs est tout à fait corroborée par une observation de Lacaze-Duthiers qui écrit (1897, p. 15) : « On reconnaît avec la plus grande certitude les éléments columellaires et palliaux bien avant que l'ensemble des loges et surtout des systèmes et des cycles soit complet. »

D. Conclusion. — Il paraît utile de regrouper les résultats obtenus au cours de cette étude :

1° *Sur l'insertion septale :*

Les éléments radiaires apparaissent successivement, les plus précoces s'insèrent de

Source : MNHN, Paris

part et d'autre d'un septe particulier, déterminant un plan de symétrie qui persistera durant toute l'ontogenèse.

Le terme de cycle ne peut conserver qu'une valeur morphologique : il désigne alors l'ensemble des éléments radiaires qui se comportent de façon analogue au cours de la croissance.

2° *Sur l'origine de la columelle :*

Bien que l'absence de données histologiques ne permette pas (pour l'instant), de conclure formellement, l'étude ontogénique ci-dessus suggère fortement que l'organe axial résulte, pour la plus grande partie de la formation de lobes paliformes au bord interne des septes majeurs.

3° *Sur la nature et l'origine des palis :*

A aucun des stades de cette ontogenèse nous n'avons rencontré une organisation septale telle que Duerden (1900) la conçoit pour la formation des palis. Il n'y a jamais trace de substitution d'un exosepte à un endosepte.

Les palis se forment, dans le cas particulier que nous venons d'examiner par isolement de la région interne des septes, séparés de la partie externe par une profonde échancrure. L'observation histologique montre que chaque partie constitue son propre système divergent.

Remarque :

Une observation réalisée sur l'échantillon n° 2 apporte un argument d'un autre ordre à l'homologie entre les palis et les éléments columellaires (observation figurée pl. 1, f. 1 et 2).

La figure 1 représente un septes et le lobe paliforme correspondant, qui est de type normal : tigelle à peu près plane, à forte ornementation.

Sur la figure 2 apparaissent, en face de l'élément radiaire :

— à gauche une tigelle columellaire, régulièrement hélicoïdale;

— au centre, entre cette tigelle et l'élément radiaire, un lobe paliforme qui, par suite d'une déviation probablement accidentelle, s'est trouvé inclus dans l'organe axial. Son aspect, presque hélicoïdal, se rapproche bien plus de celui d'un élément columellaire que d'un pali de type normal.

Ce fait est à rapprocher du comportement des éléments radiaires, que nous avons pu observer durant cette ontogenèse, et illustre à nouveau le fait que les éléments structuraux du polypier ne se comportent pas uniquement en fonction de leur origine, mais aussi en relation avec l'ensemble morphologique dans lequel ils se trouvent inclus.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DU GENRE *CERATOCYATHUS*

A. Généralités :

L'essentiel de la diagnose originale du genre *Ceratocyathus* Seguenza, 1863, est le suivant :

« Polypier simple, turbiné, pédonculé, libre à l'état adulte.

Calice elliptique, à fossette grande, mais de profondeur variable.

Columelle essentielle, chicoracée... composée de tigelles qui naissent du fond de la cavité générale... disposées en faisceaux ou en série. Le nombre de ces baguettes est variable selon les espèces, et les centrales sont plus hautes.

Les cloisons constituent six systèmes rarement égaux... elles sont droites, larges, saillantes, avec leur bord arrondi à la partie supérieure interne, et les faces granulées.

Les palettes sont très larges, minces, à bords entiers, souvent flexueux, toutes sensiblement égales, toujours libres en hauteur sur une grande longueur, et les faces couvertes de granules coniques ou lamelleux. Elles constituent une seule couronne qui est ordinairement en face du pénultième cycle de cloisons. »

Les échantillons étudiés (dont l'origine géographique est inconnue), proviennent des

Source : MNHN, Paris

collections du Laboratoire de Malacologie du Museum. Deux d'entre eux sont figurés pl. I, f. 4, 5, 7, 8.

B. **Description des échantillons étudiés :**

Polypiers de taille moyenne, turbinés, à angle apical aigu (environ 30°), s'épanouissant régulièrement, malgré les torsions produites par la croissance, en un cône largement ouvert.

Dimensions : hauteur (développée) : 3,1-4,4 cm.

Calice : petit axe : 1,9-2,3 mm; grand axe : 2,6-3,4 cm.

Sauf à l'extrémité apicale proprement dite, on observe extérieurement une costulation régulière sur toute la surface du polypier, avec prédominance des éléments radiaires majeurs (beaucoup plus marquée vers le bord supérieur du calice).

L'ornementation fine est identique à celle déjà décrite pour *Caryophyllia* ss. : petits granules arrondis, denses, régulièrement répartis, disposés grossièrement en rangées transversales au plan des éléments radiaires. Cette ornementation est plus ou moins atténuée par une épithèque qui s'interrompt à deux ou trois millimètres du bord du calice et reste toujours mince, sauf à la partie tout à fait supérieure où elle forme un bourrelet qui masque l'ornementation et parfois la costulation elle-même.

L'apex est exempt de toute ornementation.

Face calicinale :

La face calicinale est grande, d'un dessin régulièrement elliptique, sur lequel se détachent vigoureusement les septes majeurs.

La dépression calicinale est vaste et profonde, son centre est occupé par un organe axial chicoracé, allongé dans le sens du grand axe de l'ellipse.

Autour de l'organe axial, une couronne de palis, larges, épais, à ornementation généralement hypertrophiée.

Éléments radiaires :

Les éléments radiaires sont des costo-septes. Les majeurs, très développés et fortement exserts, atteignent l'organe axial. Leur section est bi-cunéiforme, l'épaisseur maximale étant au niveau de la ligne de divergence.

Les faces latérales portent une ornementation de granules disposés, en général, en rangées parallèles au bord distal, parfois conjuguées avec une direction perpendiculaire à ceux-ci. Cette ornementation a un développement très variable selon les individus, et peut même varier d'un septe à l'autre d'un même échantillon : très atténuée sur certaines faces septales, les granules peuvent être parfois si serrés que leur alignement forme une crête parallèle aux bords septaux.

Cette description vaut également pour les septes de « second ordre », dont les dimensions très variables témoignent de l'irrégularité de la croissance au point que leur attribution au premier ou au second cycle est parfois douteuse.

Les costo-septes de troisième ordre (apparent) sont, au contraire, bien caractérisés par la présence de palis. Le bord distal des septes, au lieu d'être entier et régulièrement convexe, comme pour les deux ordres précédents, présente sensiblement en son milieu une profonde échancrure délimitant deux régions : une moitié externe, le septe proprement dit, où l'ornementation décrite plus haut reste faible, et une moitié interne où elle se développe à l'extrême, accentuant l'individualisation des palis (pl. I, f. 6 et pl. 4, p. 122, f. 2). Le nombre de ceux-ci est d'ailleurs variable selon les échantillons, conséquence de l'irrégularité du développement de l'appareil septial.

Nombre de septes palifères :

Éch. n° 1 : 20. Éch. n° 2 : 15. Éch. n° 3 : 16. (Alors que si les six systèmes reconnus par Seguenza étaient présents et complets, leur nombre serait de 24.)

Quant aux éléments radiaires d'ordre 4 (ou 5), si leur région costale est assez développée (en relation avec leur participation à la formation de la muraille), leur septe reste mince, peu orné, s'élevant à peine au-dessus de la muraille.

Organe axial. — Il présente une morphologie typiquement caryophylloïde : faisceau de tigelles aplaties, hélicoïdales, fortement anastomosées. Leur nombre est très variable, et d'ailleurs difficile à déterminer avec précision. Le développement de l'organe axial est très différent selon les échantillons : très allongé dans les polypiers n^{os} 1 et 2, il est presque globuleux chez le n° 2.

Source : MNHN, Paris

Histologie. — Présente la plus grande similitude avec celle de *Caryophyllia* ss. Rappelons brièvement : poutrelles très petites (caractère de famille), centres punctiformes, faisceaux de fibres normaux aux faces latérales des éléments radiaires (pl. 4, f. 3, p. 122).

Il existe néanmoins une importante différence en ce qui concerne l'histologie de la protothèque. Nous avons vu que celle-ci était édifiée en tissus granulaire chez *Cariophyllia cyathus*. Ici, les premiers stades sont directement fibreux et les éléments radiaires, au lieu d'être minces et largement séparés les uns des autres comme chez *C. cyathus*, réalisent immédiatement une stéréozone parfaitement compacte qui va persister sur toute la moitié inférieure des échantillons étudiés. Ces comportements ontogéniques si différents seront évidemment à prendre en considération lors d'une discussion de la valeur relative de ces deux termes génériques.

Remarque :

A cette observation concernant la protothèque, il importe d'ajouter une réserve. On sait, en effet, que le genre *Ceratocyathus* est libre dans l'état adulte : on peut se demander si, lorsque le polypier se détache de son support, il le fait par simple décollement de la surface basale, ou par rupture au niveau d'une zone privilégiée. A l'appui de cette dernière hypothèse, on peut remarquer que les échantillons étudiés ne présentent pas, à leur apex, de surface aplatie témoin de leur fixation primitive. Au contraire l'extrémité apicale, arrondie, est presque punctiforme, ce qui conduit à penser que la toute première section ne représente peut-être pas rigoureusement la protothèque, mais un stade un peu postérieur.

C. Détermination spécifique des échantillons :

Par tous leurs caractères, ces échantillons correspondent au texte et figuration donnés par Seguenza (1886, p. 56 et pl. 6, f. 7-7*a*, 7*b*) pour l'espèce *Ceratocyathus zanclaeus* du Miocène de Sicile. Dans l'ignorance où nous sommes de la provenance géographique exacte, nous nous bornerons à la désigner comme *C. cf. zanclaeus*.

D. Ontogénie de *Ceratocyathus cf. zanclaeus* :

1° *Examen des faces calicinales :*

L'observation détaillée des faces calicinales montre que, malgré leur apparente régularité, le développement de l'appareil septal se fait de façon assez anarchique. Seguenza reconnaît comme caractère générique la présence de quatre ou cinq cycles. Que l'on prenne l'un ou l'autre de ces cas comme base d'interprétation, les lois de Milne-Edwards et Haime sont totalement inapplicables aux échantillons étudiés. Voir T.F. 3, p. 120. De même, les trois faces calicinales de la figure 3 sont ininterprétables si l'on se borne à des considérations de taille pour fixer, à un élément radiaire déterminé, une origine relative dans le temps.

Les trois figures en question, dessinées d'après photographies, montrent également qu'il n'existe aucune constance de plan : toutes ces faces calicinales sont différentes.

L'observation des faces calicinales montre d'autre part que les palis se forment de la même façon que dans le genre *Caryophyllia* s.s., les seules différences sont morphologiques (comparez les figures 6, pl. I, et 2, pl. 4, p. 122, avec les figures 1 et 2, pl. 1, p. 108). Elles consistent surtout en une inversion du développement relatif des régions septales et palliales. Alors que chez *Caryophyllia* les palis n'apparaissent que comme des tigelles peu importantes par rapport à l'élément radiaire dont ils sont issus, chez *Ceratocyathus*, au contraire, le volume du septe proprement dit et celui du pali sont équivalents, parfois même le rapport est en faveur du lobe paliforme.

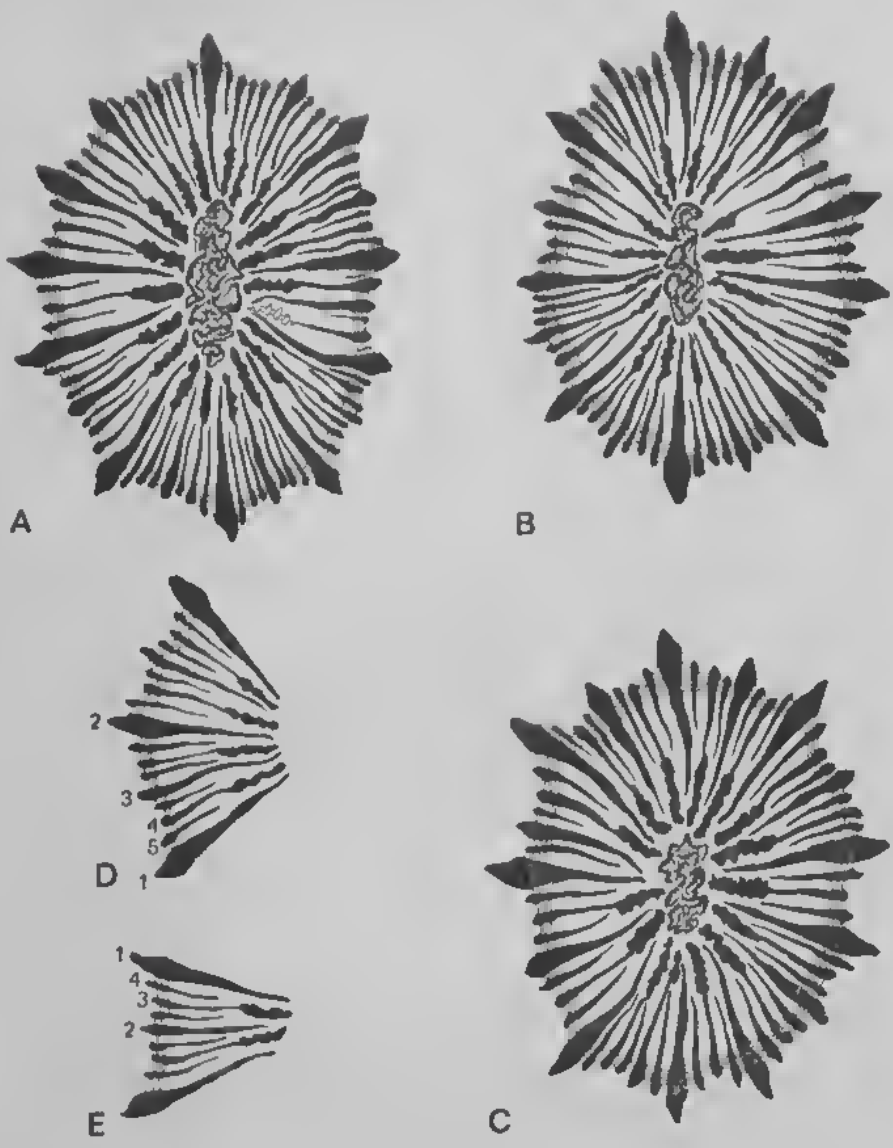
Il apparaît, d'autre part, qu'au moment où les éléments radiaires émergent de la stéréozone qui forme le fond de la dépression calicinale, ils sont déjà tous présents, la suite de l'ontogénèse ne représentant plus, à partir de ce moment qu'un simple phénomène de croissance.

L'ontogenèse de cette forme a donc été étudiée en utilisant exclusivement des lames minces sériées, l'observation histologique apportant les indications les plus précises sur le comportement des éléments radiaires même dans la stéréozone apicale.

2° *Sections sériées :*

Section 1. — Le stade le plus antérieur qu'il ait été possible d'observer mesure 0,6 mm de diamètre.

Source : MNHN, Paris



T.F. 3. — *a*, *b*, *c*. Reproduction, d'après photographies de trois faces calicinales de *Ceratocyathus cf. sanctaeus*.

d. Représentation d'un système à cinq cycles.

e. Représentation d'un système à quatre cycles. Que l'on adopte l'un ou l'autre de ces systèmes comme base d'interprétation des faces calicinales figurées, les lois de Milne-Edwards et Haime sont inapplicables.

Cette section présente six septes principaux, épais mais non jointifs, et, alternant avec eux six septes secondaires (figuré pl. 4, f. 4, p. 122).

Parmi les six premiers, correspondant bien au premier cycle de Milne-Edwards et Haime, deux occupent une position privilégiée par rapport à un élément central dans lequel il est aisé de reconnaître l'équivalent de la columelle styliforme dont nous avons déjà signalé l'existence chez *Caryophyllia cyathus*. Au stade où est réalisée cette observation, cette columelle est bien développée, d'importance presque équivalente à celle des deux éléments radiaires qui lui font face. Le fait qu'il ait été impossible d'observer (même très tôt), un stade correspondant à un véritable axial septum apporte un argument à la remarque faite ci-dessus concernant le mode de libération du polypier.

La section présente donc un plan de symétrie extrêmement net, encore accentuée par

Source : MNHN, Paris

une légère polarité observable dans le développement des éléments du second cycle. Un des septes majeurs présente une particularité très intéressante, à son extrémité interne, où s'est individualisé un petit groupe de centres de calcification. **Cet élément radiaire n'est donc déjà plus constitué d'un système divergent simple, comme le sont encore tous les autres septes à ce stade.**

Les intervalles entre les septes sont comblés par un sclérenchyme fibreux compact.

Section 2. — Pl. 4, f. 5, p. 122. Diam. : 0,7 mm.

La section est déjà beaucoup plus complète. Le plan de symétrie générale reste évident, et, aux deux cycles de la section précédente (dont le second s'est fortement développé), s'ajoute une troisième génération septale, dont la polarité confirme celle observée précédemment.

Les septes majeurs ont subi une très intéressante évolution. A l'extrémité interne de chacun d'eux s'est détaché (encore presque punctiforme pour les plus tardifs), un petit élément autonome constituant, du point de vue histologique, son propre système divergent. C'est la généralisation à tous les septes majeurs de ce que nous avons observé pour un seul d'entre eux à la section précédente.

Il n'y a aucune raison de ne pas homologuer ces éléments axiaux, issus du bord interne des éléments radiaires, et constituant leur propre système divergent avec les lobes paliformes que nous avons vus apparaître, dans des conditions exactement similaires chez *Caryophyllia cyathus*.

Il est très intéressant de remarquer que les deux septes privilégiés dont l'alignement avec l'organe axial détermine le plan de symétrie, n'émettent pas de lobes paliformes. On peut aisément interpréter cette apparente anomalie en considérant que cette columelle styliforme (qui est elle-même un système divergent), représente en fait les deux lobes paliformes confondus, des deux éléments radiaires placés dans le plan de symétrie. Cette interprétation est parfaitement en accord avec l'origine pariétale de cette columelle styliforme, origine qu'on n'a pu saisir ici pour les raisons déjà exposées, mais qui était bien visible chez *Caryophyllia cyathus*.

Section 3. — Pl. 5, f. 1, p. 123.

La section suivante est beaucoup plus avancée. Elle a perdu l'aspect presque circulaire de l'apex pour acquérir un contour presque polygonal, dans lequel les septes majeurs marquent fortement les angles.

On constate qu'en face des septes majeurs, il n'existe plus trace des lobes paliformes que nous pouvions observer à la section précédente. Par contre, les septes de second ordre ont subi une forte croissance, et sont partagés en deux systèmes divergents d'importance presque équivalente. Les sections ultérieures vont permettre de suivre leur évolution.

Au centre, la columelle a poursuivi sa croissance, en prenant une section hélicoïdale. Des lacunes commencent à apparaître dans la stéréozone qui était jusqu'à présent parfaitement compacte.

Section 4. — Pl. 5, f. 2 et 3, p. 123. Diam. : 0,7 mm.

Cette section coupe le fond de la dépression calicinale. Son centre est occupé par l'organe axial dont nous avons suivi le développement depuis les tout premiers stades (f. 3). Sur les bords de cette fosse calicinale s'individualisent des crêtes dont la figure 2 (qui représente l'histologie d'un fragment de la fig. 3) montre l'origine.

Ces crêtes correspondent à l'apparition, dans la cavité générale, de l'extrémité distale des systèmes divergents internes des septes du second cycle.

Ces crêtes vont s'individualiser de plus en plus, à mesure de la croissance, par agrandissement du diamètre de la fosse calicinale, et bientôt apparaître comme des tigelles issues du fond de cette cavité.

Conclusion partielle :

Nous retrouvons ici la définition exacte de la « columelle essentielle » selon Milne-Edwards et Haime, terme dont s'est également servi Seguenza dans sa description du genre Ceratocyathus. L'étude ci-dessus montre que, dans ce cas encore, la columelle n'a rien « d'essentiel », mais est **entièrement d'origine pariétale,** confirmant donc très précisément les conclusions tirées de façon indirecte, du développement de *Caryophyllia cyathus*.

Remarque :

En toute rigueur, l'organe axial est peut-être d'origine double : issu à la fois du premier et second cycle d'éléments radiaires.

Source : MNHN, Paris

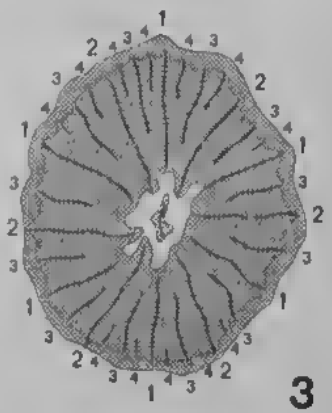
Planche 4

FIG. 1. — Protothèque de *C. cyathus* (G. 60).
FIG. 2. — Élément radiaire et lobe paliforme de *Ceratocyathus cf. zanclaeus* (G. 10).
FIG. 3. — Histologie de *Ceratocyathus cf. zanclaeus* : coupe transversale d'un costo-septe (G. 30).
FIG. 4. — Section 1 de *C. cf. zanclaeus* (G. 100).
FIG. 5. — Section 2 de *C. cf. zanclaeus* (G. 100).

Source : MNHN, Paris

1

2



3

Planche 5

FIG. 1. — Section 3 de *C. cf. sanclaeus* (G. 80).
FIG. 2. — Section 4 de *C. cf. sanclaeus* (G. 80).
FIG. 3. — Aspect de la section 4 de *C. cf. sanclaeus* en surface polie (G. 15).

Source : MNHN, Paris

— du second cycle dans sa plus grande partie, comme nous venons de le voir.

Mais du premier également si la columelle styliforme issue de la tripartition de l'axial septum continue sa croissance. Ce dernier point est difficile à préciser en raison de l'aspect confus que prennent les sections de l'organe axial dont les éléments s'anastomosent intensément.

Suite du développement :

Le nombre relativement petit des lames minces réalisées, et le manque de précision de l'analyse des surfaces par l'observation directe (du fait de la stéréozone), ne permettent pas de donner des indications bien précises sur le mode d'apparition de l'appareil septal. Les méthodes de coloration (en particulier l'emploi du mélange préconisé par J. Alloiteau : mercurescéine + 1 à 2 % d'acide lactique), permettent toutefois quelques observations.

On peut remarquer que jusqu'à la section 4, il est encore possible de reconnaître clairement l'organisation hexamérale originelle. C'est à partir de ce stade seulement que les rapports d'importance entre les septes de générations différentes vont se modifier, de façon très irrégulière d'ailleurs, pour aboutir aux faces calicinales examinées précédemment, dans lesquelles l'organisation cyclique est complètement perturbée. La cause de cette irrégularité réside probablement dans la plus ou moins grande rapidité avec laquelle les éléments radiaires se dégagent de la stéréozone basale pour croître librement.

Il se produit, d'autre part, une évolution similaire à celle que l'on observe chez *Caryophyllia cyathus :* accélération du développement au niveau des pôles déterminés par l'axial setum. La figure 5, pl. 2, p. 123, en donne un exemple où l'on observe clairement :

— les septes majeurs (du premier et du second cycle) qui atteignent la cavité axiale. Leur attribution au premier ou au second cycle en fonction de leur taille n'est d'ailleurs plus possible;

— les septes du troisième cycle, tous présents mais inégalement développés;

— les septes de la quatrième génération, apparaissant d'abord aux pôles de la coupe.

La combinaison de ces deux phénomènes (dégagement de la stéréozone basale et apparition polarisée des septes) crée d'importantes perturbations dans la disposition des éléments radiaires, et explique l'aspect hétérogène des faces calicinales.

CONCLUSION

Résultats de l'étude du genre Caryophyllia

Il est un point sur lequel les résultats obtenus par l'analyse de ces deux formes s'accordent étroitement ; c'est l'homologie stricte existant entre les éléments columellaires et les lobes paliformes. L'étude de *Caryophyllia cyathus* a permis de la déceler, celle de *Ceratocyathus* cf. *zanclaeus* la confirme de manière indiscutable.

Columelle et lobes paliformes sont homologues, chez ces deux genres, car tous deux d'origine pariétale, et issus des septes de la même façon, par isolement d'une partie plus ou moins importante de la région interne, qui se constitue en système divergent.

Ce résultat contribue à donner une bien plus grande homogénéité à l'ensemble du polypier, dont l'édification n'est plus fondée sur une simple juxtaposition d'éléments structuraux d'origine diverses, mais apparaît comme l'aboutissement de différenciations portant sur l'unité fondamentale qu'est le septe.

Homogénéité encore par le fait que l'émission de lobes paliformes n'apparaît plus comme le fait d'une génération septale privilégiée. Tous les septes, à un moment donné de leur existence, voient leur organisation évoluer de l'état système divergent simple à celui de système double, ce qui apparaît comme fondamentalement lié à l'apparition de lobes paliformes. Seuls, évidemment, les éléments radiaires les plus tardifs n'en émettent pas car leur développement s'arrête avant cette modification.

Les résultats concernant la mise en place de l'appareil septal apportent également de considérables modifications à la façon classique d'envisager cette question. Nous nous bornerons, pour l'instant, à rappeler que la notion de cycle, si elle peut être conservée, ne possède qu'une signification morphologique. L'examen des figures interprétées par Milne-Edwards

Source : MNHN, Paris

et Haime eux-mêmes, en se fondant, selon leur théorie, sur la taille relative des éléments radiaires, et la comparaison de ces figures avec les mêmes stades interprétés en fonction de l'ontogenèse révèle que la notion de « *cycle* », *conçue comme un ensemble d'éléments radiaires de tailles égales et apparaissant simultanément, ne peut subsister.*

Par le jeu des croissances différentielles combinées à l'apparition successive (et non cyclique) des septes, un certain nombre de cloisons peuvent atteindre des tailles équivalentes, et donc se comporter comme un cycle, alors que le groupe qu'elles forment est en fait composé d'éléments non homologues.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE II

CERATOTROCHUS Milne-Edw. et H.

1848 : *Ceratotrochus* Milne-Edwards H. et Haime J. p. 248.
1961 : *Ceratotrochus* emend. Chevalier p. 352.

Le genre *Ceratotrochus*, dont nous étudierons deux espèces, a été établi par Milne-Edwards et Haime dans leur monographie des Turbinolides (1848, p. 248), et réunit des formes antérieurement classées dans le grand genre *Turbinolia* Mich.

L'essentiel de la diagnose originale est le suivant :

« Polypier simple, sub-pédicellé, libre dans l'état adulte. La columelle est très développée et fasciculée. Les cloisons sont larges et débordantes. La muraille est nue, et présente des côtes distinctes depuis la base, dont les principales portent divers ornements. Base arquée. »

Les auteurs distinguaient trois espèces dans leur nouveau genre, la dernière n'y étant admise qu'avec réserves, ainsi qu'en témoigne la remarque suivante : « Il nous semble que le *C. duodecimcostatus*, tant par ses côtes qui ne sont pas épineuses, mais seulement onduleuses, que par ses tigelles columellaires fortement tordues sur elles-mêmes, que parce qu'il a un cycle de cloisons de plus, doit constituer une petite section distincte du groupe formé par les deux autres espèces » (p. 248).

Devant le nombre croissant d'espèces attribuées au genre *Ceratotrochus*, il devenait nécessaire de grouper en un taxon défini les formes proches du *C. duodecimcostatus*. J.-P. Chevalier (1961, p. 358) crée dans ce but le sous-genre *Edwardsotrochus*, dont les caractères différentiels sont les suivants :

— absence de lobes paliformes verticaux, la columelle fasciculée est constituée de lobes paliformes généralement inclinés, très nombreux, aplatis, quelquefois sub-papilleux, anastomosés...;

— absence d'épines costales.

Le genre *Ceratotrochus* proprement dit se trouve alors réduit à un nombre relativement restreint de formes possédant un organe axial formé par la columelle verticale entourée par les palis.

Nous étudierons successivement l'ontogenèse des deux espèces-types :

— *C. multispinosus*, type du genre *Ceratotrochus* proprement dit (suivant la remarque de J.-P. Chevalier, 1961, p. 351, note 1, et contrairement à Vaughan et Wells, 1943, p. 207);

— *C. duodecimcostatus*, type du sous-genre *Edwardsotrochus*.

PREMIÈRE PARTIE

Ontogenèse de Ceratotrochus multispinosus Edw. et H.

Origine des échantillons étudiés : les huit échantillons étudiés proviennent du gisement classique de Santa Agata fossili près Tortone (Tortonien). Ils ont été prélevés dans la collection Ch. Bonsparte (Laborstoire de Malacologie), et dans la collection Michelin (Laboratoire de Paléontologie).

Source : MNHN, Paris

A. Description des polypiers :

Petits polypiers cératoïdes, à croissance régulière, à courbure bien marquée vers la base et s'atténuant distalement.

Dimensions : hauteur, 9 à 12 mm ; diamètre extérieur maximal, 7,5 à 9,5 mm.

Développement du côté convexe : 15 à 21 mm. Développement du côté concave : 8 à 12 mm.

Angle apical : 40 à 45°.

Le polypier est recouvert d'un vernis épithécal qui parvient jusqu'à un millimètre du bord calicinal, où il forme un bourrelet assez épais pour masquer la costulation, qui par ailleurs est constamment visible. C'est ainsi que l'on peut distinguer des côtes majeures (correspondant aux premier et deuxième cycle de cloisons), garnies d'épines régulièrement espacées (1 à 1,5 mm entre deux épines successives), et des côtes mineures qui en sont dépourvues. Ces épines, peu élevées et à base large, sont plus développées sur les côtes qui ornent la convexité du polypier, et leur importance décroît sur les côtes latérales, de telle sorte que, du côté concave, les côtes même majeures, sont presque inermes.

L'apex présente une large sole pédieuse, dont la périphérie est épaissie en bourrelet. Le calice est parfaitement circulaire, la dépression calicinale est importante, mais, en général assez peu profonde. Son centre est occupé par un organe axial complexe (voir ci-dessus).

Les éléments radiaires :

Ce sont des costo-septes droits et parfaitement compacts, à bord interne atténué, à bord externe épaissi au niveau de la muraille (tout particulièrement chez les éléments radiaires majeurs).

On en compte 40, répartis en quatre cycles et six systèmes. Les cloisons du dernier cycle ne sont pas également réparties : dans quatre des systèmes, les cloisons du quatrième cycle ne sont apparues que dans une des moitiés (v. Examen des faces calicinales). Les éléments radiaires des premiers et deuxième cycle atteignent l'organe axial. Leur bord distal, tranchant et dépourvu d'ornementation, est régulièrement convexe vers l'extérieur, le sommet de la courbe étant à la verticale de la muraille. Vers l'extérieur, cette courbe se raccorde très rapidement au bord externe, tandis qu'apparaît l'ornementation très caractéristique de ce dernier : petits granules hémisphériques groupés en rangées transversales assez irrégulières, et qui, latéralement, passent en continuité à l'ornementation de la partie costale.

Les faces latérales des septes portent des granules aigus bien développés, disposés en files perpendiculaires aux bords distal et interne, et en rangs parallèles à ces bords (v. f. 3, pl. 6, p. 132).

Les costo-septes de troisième et quatrième ordre présentent le même profil et la même section que les éléments radiaires majeurs, mais avec des caractéristiques moins accentuées : ornementation faible, dimensions moindres : les S^2 atteignent encore les deux tiers du rayon calicinal, les S^3 à peine le cinquième.

Organe axial ;

Milne-Edwards place le genre *Ceratotrochus* dans la Tribu des Turbinoliens, qui se caractérise par « l'absence complète de palis ». Comme pour le genre *Ceratocyathus* Seg., que nous avons examiné précédemment, les éléments axiaux sont interprétés comme une « columelle essentielle » (M. Edw. & H., 1848, p. 234).

J.-P. Chevalier (1961, p. 354) y distingue au contraire :

— des lobes paliformes placés devant les septes de premier et second ordre ;

— une columelle, en position centrale, formée de tigelles également verticales, et, note-t-il, « de même structure que les lobes paliformes ».

L'observation précise montre que le nombre et la disposition des constituants de l'organe axial sont assez variables. Les anastomoses entre éléments voisins modifient fortement la disposition théorique, rendant souvent l'interprétation assez aléatoire.

Examen des faces calicinales :

Il convient de placer ici une observation de Milne-Edwards et Haime, relative à la disposition des éléments radiaires (1848, p. 219 et 1857, t. 2, p. 74) :

« Dans une des moitiés des systèmes qui sont du côté de la petite courbure, les cloisons de troisième et quatrième ordre ne se développent que fort tard, et elles manquent sur les individus de petite ou de moyenne taille. »

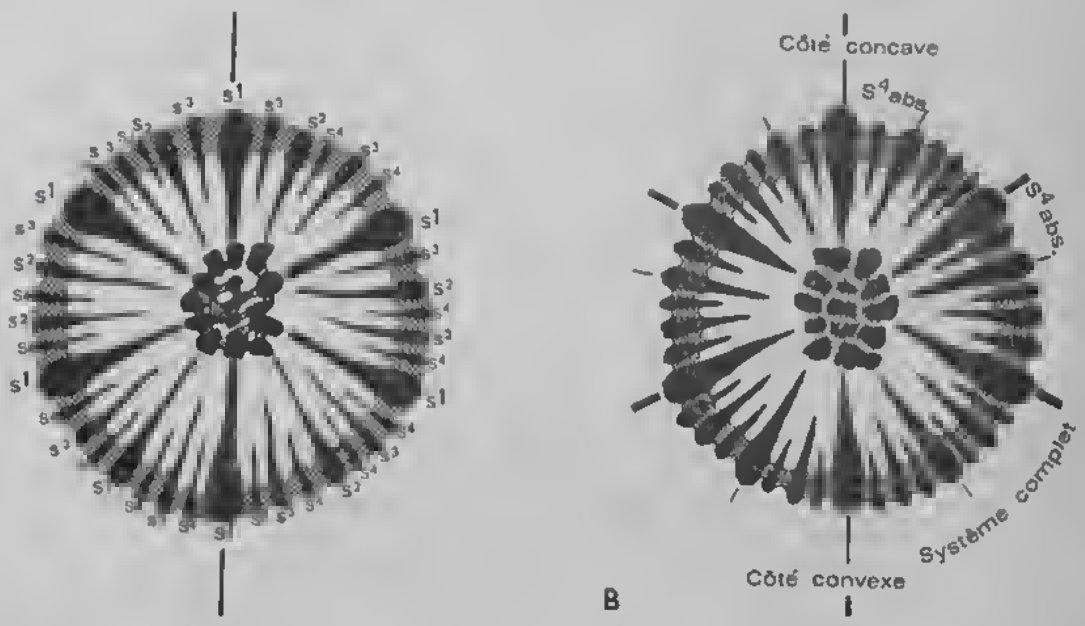
Source : MNHN, Paris

Effectivement, sur six des échantillons étudiés, on observe ce phénomène, sur lequel on peut fonder les remarques suivantes :

Bien que Milne-Edwards et Haime n'établissent pas formellement de rapport entre ce retard de développement et sa localisation (« du côté de la petite courbure »), ces auteurs ont néanmoins noté la constance de la relation. Le phénomène est d'ailleurs bien plus précis que la description de Milne-Edwards et Haime ne le présente. Sur les six polypiers où on peut l'observer, il n'existe pas d'exception à la disposition suivante :

Si l'on adopte comme référence le plan déterminé par la courbure de l'axe du polypier, on constate que, dans chaque système, c'est la moitié située du côté concave qui est dépourvue d'éléments radiaires du quatrième cycle (v. T.F. 4, A et B).

De plus, les quatre systèmes où le phénomène se produit sont toujours disposés symétriquement deux à deux par rapport au plan de courbure.



T.F. 4. — *a.* Interprétation de la face calicinale de *Ceratotrochus multispinosus*.
b. Mise en évidence de l'absence d'éléments radiaires du quatrième cycle dans quatre demi-chambres primaires (symétriques deux à deux), situées du côté concave.

Une telle constance d'organisation présente un double intérêt :

D'une part elle confère à ces polypiers une symétrie bilatérale nettement accentuée, le plan de symétrie étant confondu avec le plan de courbure;

Par ailleurs, cette disposition apporte un élément positif dans la discussion des rapports entre le phénomène de courbure et le développement des éléments radiaires quant à l'antériorité de l'un de ces phénomènes par rapport à l'autre : est-ce la régression des éléments radiaires qui détermine la courbure, ou est-ce celle-ci qui produit la régression de l'appareil septal?

On peut remarquer immédiatement que si cette dernière hypothèse était envisagée, il semblerait cohérent de supposer cette régression plus prononcée à mesure que l'on se rapproche du plan de courbure, côté concave. Or c'est une situation différente que l'on peut observer puisque, dans chacune des deux chambres primaires situées du côté concave, deux S^3 se développent, bien qu'ils soient situés entre deux demi-systèmes où les S^4 n'apparaissent pas.

La courbure du polypier n'est donc probablement pas le phénomène essentiel, cause des anomalies de répartition des éléments radiaires. Au contraire, celles-ci apparaissent alors comme des éléments fondamentaux de la genèse de l'appareil septal, ce qui confère dès à présent une valeur bien plus importante à la symétrie bilatérale que nous avions notée comme une simple caractéristique morphologique.

Source : MNHN, Paris

B. **Attribution spécifique des échantillons :**

Les critères spécifiques varient selon les auteurs. Milne-Edwards et Haime considèrent comme caractéristique de *C. multispinosus* la présence d'un quatrième cycle complet (compte tenu de la réserve formulée ci-dessus).

Pour J.-P. Chevalier, appartiennent à cette espèce les polypiers du genre *Ceratotrochus* (au sens restreint), et pourvus d'épines sur les côtes des deux premiers cycles seulement. Que l'on suive l'un ou l'autre de ces auteurs, l'attribution des polypiers étudiés au *C. multispinosus* est certaine.

C. **Ontogenèse :**

Toute la base du polypier, depuis la base jusqu'à mi-hauteur est entièrement compacte. Les éléments radiaires sont en effet très fortement épaissis par des dépôts de sclérenchyme fibreux, convergents vers les centres de calcification des septes, comme l'a noté J.-P. Chevalier (diagnose de la fam. des *Caryophyllidae*, p. 305, 1961). Dans les premiers stades, toutefois, le dépôt de sclérenchyme n'est pas orienté. En plus de l'observation des surfaces d'usure (observations toujours réalisées en milieux liquides), on a réalisé de nombreuses lames minces. Les résultats sont résumés, pl. 6, 7 et 8 p. 132-133, 134).

Section 1. — Diam., 1,15 mm. Figurée p. 132, pl. 6, f. 2 et p. 134, pl. 8, f. 1.

La sole basale de *Ceratotrochus multispinosus* est réalisée par six éléments radiaires très larges, d'importances à peu près équivalentes, correspondant évidemment aux six « septes primaires ». Notés S^1.

Il n'existe pas ici d'indication d'axial septum analogue à celui que nous avons si nettement observé chez *Ceratocyathus*. Les six éléments radiaires majeurs doivent être édifiés indépendamment. Néanmoins, l'orientation de la section demeure possible : en effet des indices du développement des septes du second cycle apparaissent dès ce tout premier stade (v. f. 2, pl. 6). Le pôle organogénique ainsi défini détermine le plan de la symétrie fondamentale qui sera conservée durant toute l'ontogenèse, et correspond au plan de courbure du polypier.

D'autre part, la région axiale de la section est dépourvue de toute structure qui puisse être interprétée comme la columelle essentielle que signale Milne-Edwards, et qui pour répondre à sa définition devrait être déjà présente. Cette espèce nous fournit un nouvel exemple de l'impossibilité de conserver une telle conception de l'organe axial, et, en ce qui concerne le *Ceratotrochus multispinosus* nous pouvons dès maintenant conclure que tous les éléments axiaux seront d'origine pariétale.

Section 2. — Diam. : 1,30 mm. Fig. p. 134, pl. 8, f. 2.

Régularisation du second cycle d'éléments radiaires. Ceux-ci ont toujours leur bord interne entier, sans aucune indication de structure axiale.

Section 3. — Diam. : 1,6 mm. Fig. p. 134, pl. 8, f. 3.

L'apparition des éléments radiaires du troisième cycle se fait très rapidement, toujours à partir du pôle défini dès l'origine. L'existence de ce gradient d'organisation est indiquée par les numéros affectés à chacun des septes majeurs (chiffres blancs sur fond noir). On distingue ainsi les diverses chambres primaires : chambre (1-2), dans laquelle apparaissent les premiers S^3 (de même qu'y étaient apparus les premiers S^2), chambre (2-3), où apparaissent les S^{3-2}, chambre (3-1), encore dépourvue de S^3.

Il importe de remarquer que ces numéros affectés aux septes majeurs sont en accord avec le gradient d'organisation que nous avons observé dans le développement des septes de second et troisième cycle, mais ne prétendent pas indiquer l'ordre d'apparition des septes majeurs eux-mêmes.

Autre fait important dans cette section : apparition des premiers éléments axiaux, qui sont issus du bord interne des septes, et sont donc bien des lobes paliformes. Les deux cycles majeurs participent tous deux, dès ce stade, à l'édification de l'organe axial, mais les multiples anastomoses qui se produisent entre les lobes paliformes rendent impossible l'attribution de l'un d'entre eux à un élément radiaire déterminé.

Section 4. — Diam. : 1,8 mm. Fig. p. 132, pl. 6, f. 4 et p. 134, pl. 8, f. 4.

Apparition des derniers S^3 dans les chambres primaires (3-1). La figure 4 de la planche qui représente ce stade montre qu'il est difficile de fixer le nombre et l'origine des palis. On peut observer, d'ailleurs, que plutôt que de véritables anastomoses, c'est d'une véritable fusion qu'il s'agit, les lobes paliformes réunis perdant alors toute individualité.

Section 5. Diam. : 1,9 mm. Fig. p. 134, pl. 8, f. 5.

Source : MNHN, Paris

Apparition des premiers éléments radiaires du quatrième cycle, par paire, de part et d'autre des S^3. Notés S^{4-1}.

Leur développement ne se fait plus à partir du pôle organogénique que nous avons défini lors de l'apparition des cycles 2 et 3. Ainsi, ces premiers S4 apparaissent dans les chambres primaires latérales (2-3), et dans la moitié de ces chambres située du côté convexe du polypier.

Section 6. — Diam. : 2 mm. Fig. p. 134, pl. 8, f. 6.

Apparition des S^{4-2} dans les chambres primaires (3-1), et également dans les moitiés situées du côté convexe de ces chambres.

Section 7. — Diam. : 2,2 mm. Fig. p. 134, pl. 8, f. 7 et p. 133, pl. 7, f. 1.

Début du développement des S^{4-3}, dans les chambres primaires (1-2), là encore, dans leurs moitiés situées du côté convexe de la courbure du polypier.

Remarque :

Le mode de développement des trois premières paires de S^4 ne semble pas rigoureusement constant. Celui qui est donné ici, remarquable par le fait que c'est toujours la moitié des chambres primaires du côté convexe qui est pourvue de S^4 la première, n'est que le plus fréquent. Dans deux des échantillons, l'ordre d'apparition des S4 dans les chambres primaires (1-2) est inversé, la première paire de couple apparaissant d'abord côté concave.

Dans le cadre restreint de ce mémoire, il ne peut être question de donner une étude exhaustive du développement de chaque espèce, mais seulement de fixer les principes généraux qui président à leur ontogenèse.

Sections 8-9. — Diam. : 2,8-3 mm. Fig. p. 134, pl. 8, f. 8-9.

Apparition des derniers S^4 complétant le système de la chambre primaire (1-2).

Sections 10-15. — A partir de la section 10, le développement de l'appareil septal est terminé. Seuls des phénomènes de croissance (de faible importance), vont amener les éléments radiaires à prendre leur aspect visible sur la face calicinale du polypier. En plus d'une croissance régulière du diamètre du calice, la principale modification morphologique réside dans la disparition progressive du sclérenchyme secondaire des éléments radiaires.

Remarque sur l'observation de Milne-Edwards concernant l'apparition des derniers S^4 : Milne-Edwards et Haime notent (1848, p. 249), que les S^{4-4} et S^{4-4} « n'apparaissent que fort tard, et manquent chez les individus de petite ou moyenne taille ».

N'ayant pu examiner d'échantillons chez lesquels ces éléments radiaires étaient présents, il est difficile de critiquer cette opinion. On peut néanmoins s'étonner que sur des sections de 7 mm, examinées en lames minces, on n'observe encore aucune indication du développement de ces éléments radiaires, alors que les S^{4-4}, qui les précèdent immédiatement, sont apparus dès le stade 2,8 mm.

Là encore, le nombre des polypiers étudiés est trop faible pour conclure, mais on peut suggérer qu'une étude statistique mettrait probablement en évidence, à l'intérieur de ce groupe morphologiquement homogène, des subdivisions fondées sur les modalités de l'ontogenèse.

D. Conclusions :

En ce qui concerne les deux questions formant l'objet principal de ce mémoire, le *Ceratotrochus multispinosus* confirme absolument les résultats de l'étude des deux genres précédents.

Le mode d'apparition des éléments radiaires manifeste une symétrie bilatérale fondamentale, particulièrement visible dans le développement du dernier cycle, les septes apparaissant de façon successive et non cyclique.

L'organe axial a une origine entièrement radiaire : le groupe des éléments verticaux que Milne-Edwards et Haime considèrent comme une columelle essentielle sont en fait des lobes paliformes issus du bord interne des septes majeurs. Leur isolement se fait précocement, et de multiples anastomoses les unissent tout au long de leur croissance, de telle sorte que l'on n'est nullement fondé à donner aux éléments centraux une origine différente de celle des éléments périphériques.

Bien que la morphologie de cet organe axial soit assez éloignée de celle observée chez *Caryophyllia* et *Ceratocyathus*, il est donc clair que l'ensemble « columelle plus couronne de palis » de ces deux genres est absolument homologue de la « columelle fasciculaire » du *Ceratotrochus multispinosus*, ces structures étant toutes d'origine pariétale.

Source : MNHN, Paris

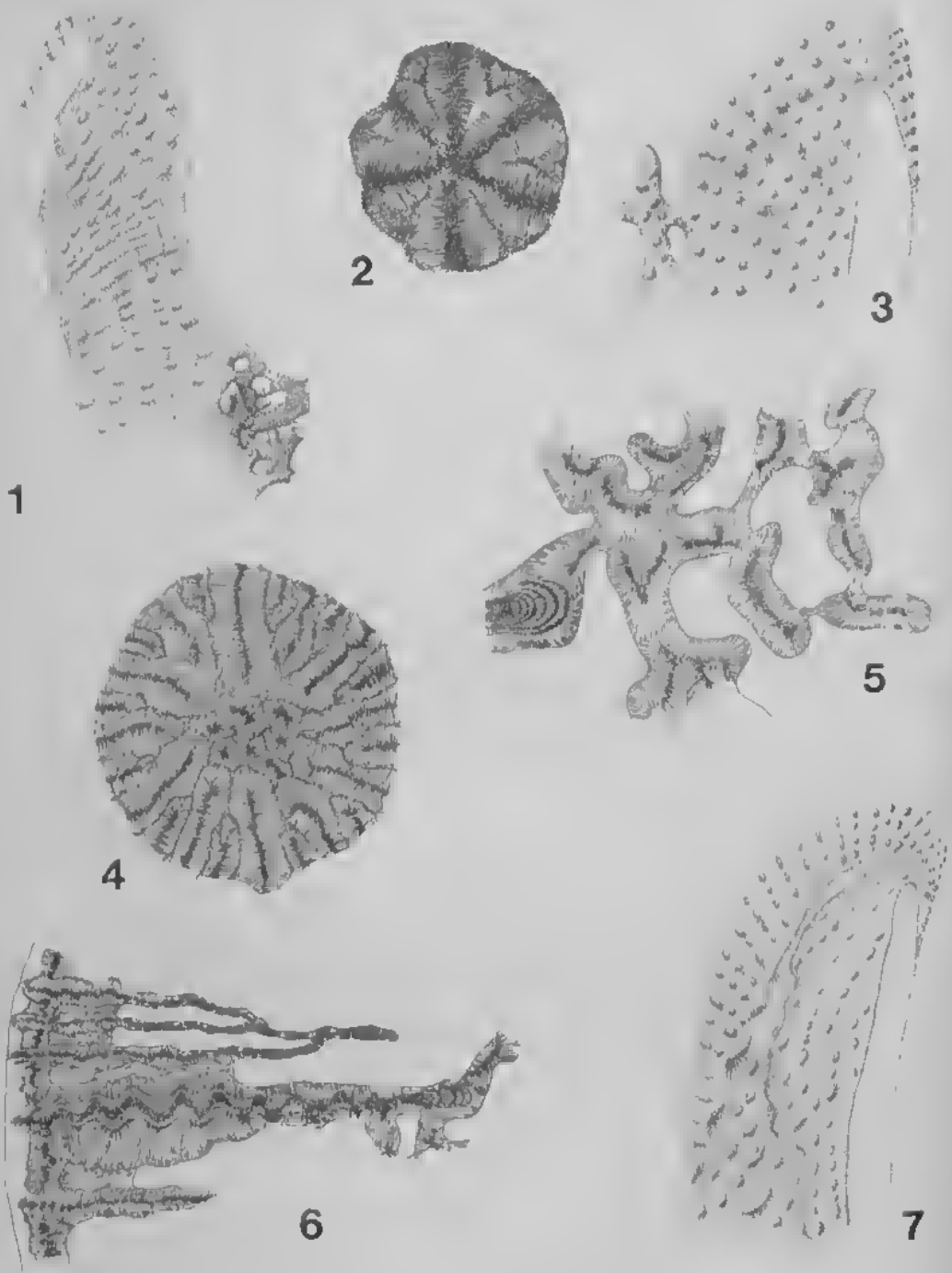


Planche 6

FIG. 1. — Élément radiaire majeur de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : ornementation et aspect de la columelle (G. 10).
FIG. 2. — Histologie de la sole basale de *Ceratotrochus multispinosus* : six éléments radiaires majeurs indépendants, absence de structure axiale, apparition des septes de second ordre (G. 45).
FIG. 3. Face latérale d'un costo-septe majeur de *Ceratotrochus multispinosus* (G. 10).
FIG. 4. — Histologie de la section 4 de *Ceratotrochus multispinosus* (G. 35).
FIG. 5. — Structure histologique des éléments de l'organe axial de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* (G. 100).
FIG. 6. — Histologie des éléments radiaires de *Edwardsotrochus multispinosus* (G. 20).
FIG. 7. Faces latérales des éléments radiaires de *Edwardsotrochus multispinosus*. Noter la variation de l'ornementation en fonction de l'importance de chaque septe (G. 10).

Source : MNHN, Paris

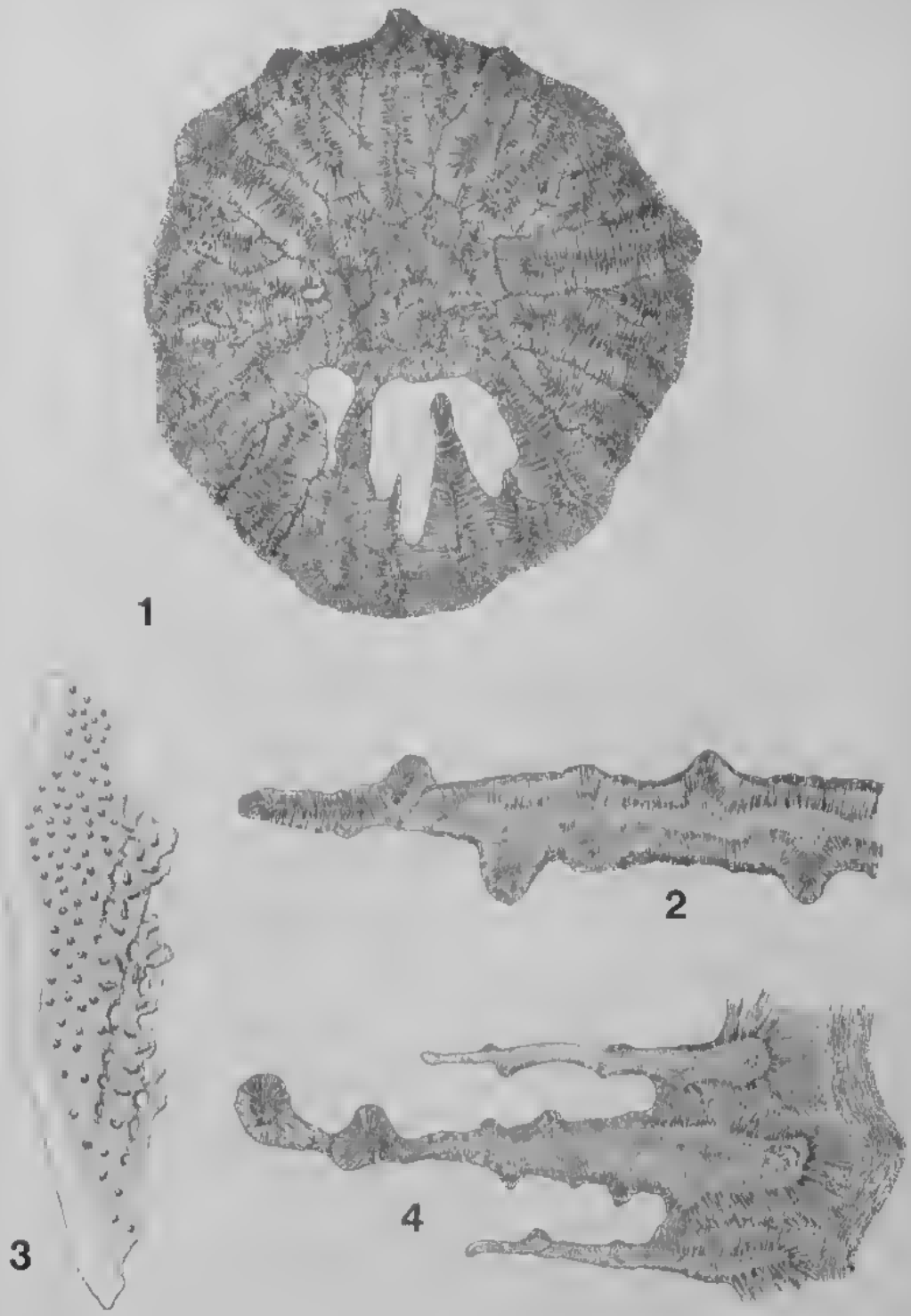


Planche 7

FIG. 1. — Histologie de la section 7 de *Ceratotrochus multispinosus* (G. 50).
FIG. 2. — Histologie de la partie septale d'un élément radiaire majeur de *Paracyathus caryophyllus* Lam. (G. 20).
FIG. 3. — Face latérale d'un élément radiaire de *Paracyathus procumbens* : notez l'isolement progressif des lobes paliformes à partir du bord interne (G. 12).
FIG. 4. — Histologie des éléments radiaires de *Paracyathus turonensis* Edw. & H. (G. 20).

Source : MNHN, Paris

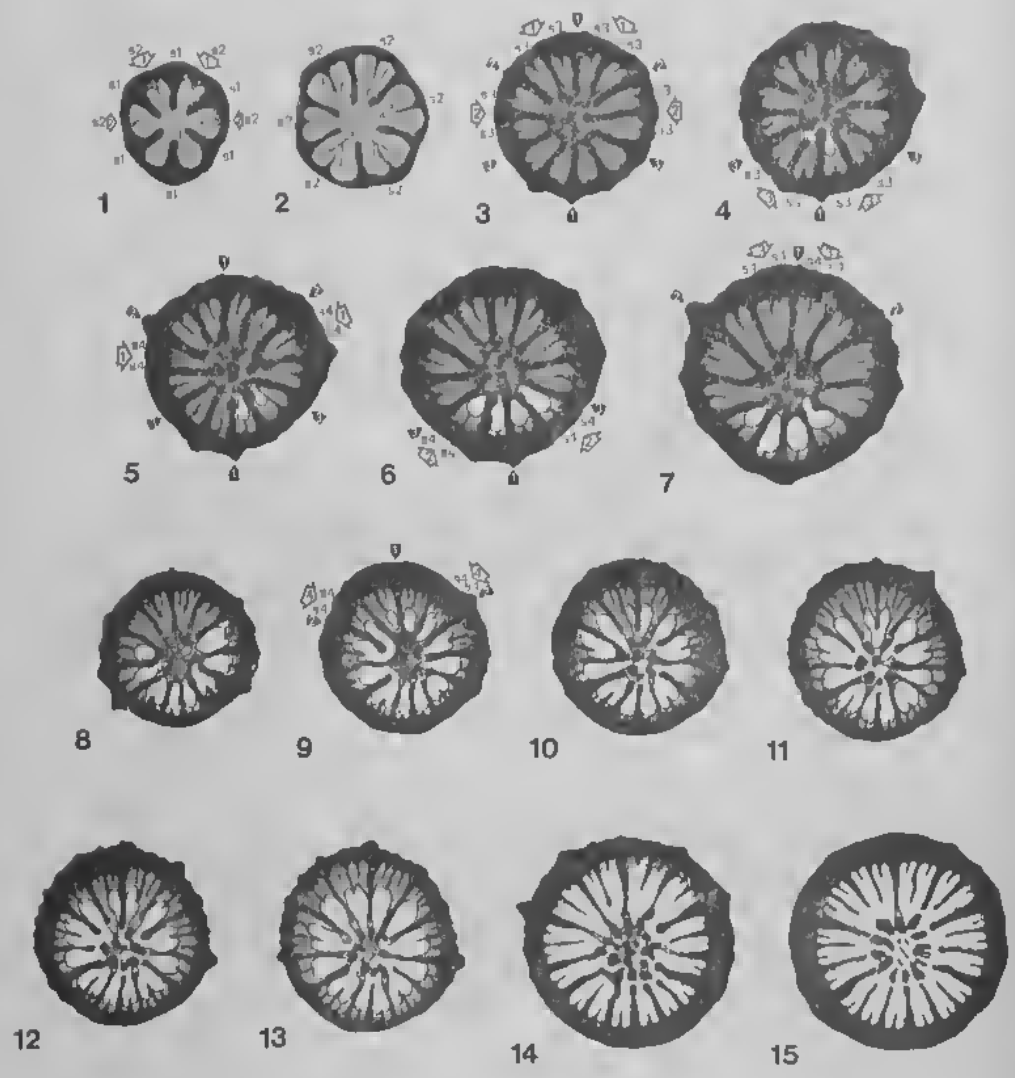


Planche 8

Figuration des principales sections obtenues au cours de l'étude ontogénique de *Ceratotrochus multispinosus*.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE

Sous-genre *Edwardsotrochus* Chev., 1961.

Il a été possible de réunir 32 échantillons appartenant à ce sous-genre, prélevés dans les collections du Laboratoire de Paléontologie du Muséum (*Collection Michelin*) ainsi que dans celles du Laboratoire de Malacologie.

Leur origine géographique est double : Pliocène de Savone, d'une part, et Djebel Hammamet (Tunisie). Une seule espèce : *E. duodecimcostatus* Edw. et H.

Généralités et subdivision :

Il est bien connu que cette espèce présente une extrême variabilité : J.-P. Chevalier (1961, p. 350) a réuni un certain nombre de mensurations effectuées sur le polypiérite et les lames radiales. L'échantillonnage réuni ici étant insuffisant pour entreprendre une étude biométrique complète, nous nous sommes bornés à dégager les grands traits des types morphologiques que l'on pouvait distinguer dans cette population restreinte. Comme un grand nombre des échantillons étudiés étaient dépourvus de leur extrémité apicale et que, le plus souvent, les bords distaux des éléments radiaires étaient abrasés jusqu'au fond de la dépression calicinale, les mesures absolues de longueur auraient été dénuées de signification. Pour pallier cette difficulté, nous avons utilisé une méthode graphique consistant à établir la relation entre l'accroissement de la section du polypiérite (considérée dans son plus grand axe seulement), et la dimension du polypier. Ces mesures ont naturellement été effectuées normalement à l'axe de croissance du polypiérite et portées sur le graphique ci-dessous, T.F. 5, p. 136.

Il apparaît clairement que l'on peut distinguer, dans la population (1) étudiée, deux termes extrêmes, aux caractéristiques relativement homogènes, entre lesquels se dispersent un certain nombre de formes intermédiaires.

I. — Un premier ensemble réunit des formes très allongées, cératoïdes, à section elliptique, dont le mode de croissance constitue une bonne caractéristique. On y distingue en effet :

Une région apicale où l'ornementation est relativement prononcée : les douze côtes caractéristiques de l'espèce sont saillantes, et des ensellements les fragmentent en segments cristiformes (qui toutefois ne forment jamais d'épines, comme c'était le cas pour le *Ceratotrochus multispinosus*). Là encore, les côtes situées du côté concave sont bien moins développées. Nous verrons que c'est au cours de cette période que se réalise la mise en place de tout l'appareil septal (pl. III, f. 8-9).

Le terme de ce « stade de développement » est marqué par une régression de l'ornementation, une diminution notable de la courbure, ainsi qu'un arrêt quasi complet de la croissance en diamètre. Les bords costaux des éléments radiaires deviennent tous identiques, et le polypier prend un aspect régulièrement cannelé (voir pl. III, f. 6-7).

Ce stade, que l'on pourrait appeler « stade de croissance », au cours duquel ne se produit aucune modification structurale, peut durer très longtemps : 5,7 cm chez l'échantillon où il est le mieux représenté.

II. — Le second ensemble, qui constitue le terme opposé de la population étudiée, groupe des formes courtes, parfois sub-trochoïdes, et qui, à l'opposé des individus du groupe précédent, ne présentent jamais qu'une seule phase de croissance : l'accroissement en diamètre se poursuit aussi longtemps que dure l'accroissement longitudinal, atteignent d'ailleurs des dimensions nettement supérieures à celles que l'on observe chez les formes du premier ensemble.

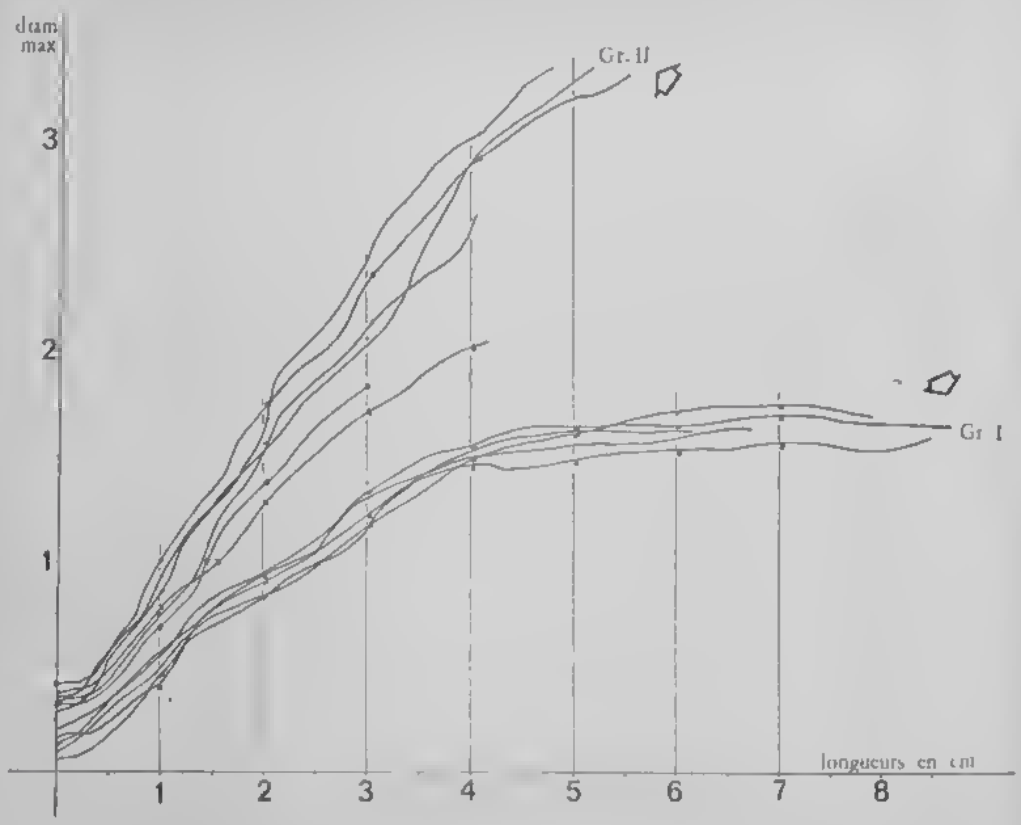
Les caractères ornementaux externes correspondent à ceux qui ont été notés pour la première phase des individus du groupe I. Il arrive même que les segments cristiformes des côtes majeures prennent une allure sub-spinuleuse.

Les figures 3-4 et 8-9, pl. IV, présentent des échantillons de cette catégorie.

---

(1) Le terme *population* n'est pas employé ici au sens strict, car les échantillons que nous avons pu réunir ne proviennent pas d'un même gisement.

Source : MNHN, Paris



T.F. 5. — Courbes de croissance de quelques échantillons représentatifs des variations de *Edwardsotrochus duodecimcostatus*. C'est à partir de ce graphique que sont individualisés les trois groupes morphologiques, étudiés séparément.

III. — Entre ces deux groupes extrêmes, que nous venons d'isoler, se répartissent un grand nombre de formes aux caractéristiques très variables. Des échantillons de ces formes intermédiaires sont figurés pl. III, f. 10-11 et pl. IV, f. 1-2 et 5-6-7.

Tous les caractères sont susceptibles d'y évaluer indépendamment (taux de croissance, morphologie de l'apex et de la fosse calicinale, de l'organe axial, etc.). Signalons toutefois que les formes allongées présentent toujours un apex assez aigu, alors que l'extrémité apicale des formes trochoïdes forme une sole pédieuse plus ou moins bien développée. Nous verrons que cette corrélation morphologique est confirmée par l'examen de l'ontogenèse.

Remarque :

Les échantillons des groupes II et III présentent presque tous de longues dépressions sigmoïdes, plus ou moins profondes bien visibles sur les photographies de la planche 4. Ces dépressions allongées (dont les formes du groupe I sont dépourvues), ne modifient pas la disposition des éléments radiaires, dont elles attaquent pourtant profondément le bord costal. Elles peuvent être interprétées comme la trace d'un commensal inconnu. Rappelons que c'est également dans la famille des Caryophyllidae que l'on observe l'exemple classique de symbiose entre *Aspidosiphon* et *Heterocyathus*.

Les résultats de cette étude biométrique sommaire nous ont conduit à étudier séparément l'ontogenèse des échantillons caractéristiques des trois groupes morphologiques que nous avons pu définir.

Description des caractères internes :

Éléments radiaires : costo-septes minces et droits, légèrement épaissis au niveau de la muraille. Les bords externes portent l'ornementation granuleuse typique des Caryophyllidae. Elle est particulièrement bien développée chez les échantillons du groupe II (voir photos 4 et 8, pl. IV, Cette ornementation est présente sur tous les éléments radiaires et égale-

Source : MNHN, Paris

ment intense sur les mineurs et les majeurs. Elle peut être assez fortement empâtée par un dépôt calcaire probablement épithécal.

Le bord distal est inerme, mais peut être droit chez les septes majeurs ou ondulé chez ceux d'ordre inférieur. Le profil est également différent selon l'ordre des cloisons. Les septes de premier et second ordre, légèrement exserts, ont un profil largement convexe à sa partie sommitale, s'infléchissant pour former le bord interne, vertical, presque au centre du lumen.

Pour les septes de troisième ordre, l'inflexion est beaucoup plus précoce, et le bord distal descend obliquement vers la columelle.

Les septes des deux derniers ordres, enfin, ont un profil sigmoïde, la plus grande partie du bord distal étant concave, s'infléchissant seulement à la partie tout à fait supérieure, à la verticale de la mursille.

La fosse calicinale ainsi formée prend l'aspect d'une vaste dépression limitée par les bords sub-verticaux des éléments radiaires d'ordre inférieur, au milieu de laquelle s'avancent les costo-septes de premier et second ordre.

Le fond de cette dépression est occupé par la columelle, dont le développement peut varier dans de très importantes proportions.

L'ornementation des faces latérales des éléments radiaires diffère beaucoup selon l'ordre des septes. Ceux de premier ordre portent une forte ornementation de granules disposés en files infléchies vers le centre du calice, conjuguées avec un arrangement parallèle au bord distal, qui prédomine très souvent. Le développement des granules est très variable, même d'une face à l'autre d'un élément radiaire.

L'ornementation des septes d'ordre inférieur est beaucoup moins ordonnée. En règle générale, les granules y prennent un grand développement au bord interne (v. p. 133, pl. 6, f. 7).

La columelle est très particulière : formée de tigelles aplaties et enchevêtrées, édifiant ainsi une structure extrêmement dense.

Histologie :

Tous les échantillons présentent l'histologie caractéristique des Caryophyllidae : trabécules mal définies, très petites, à centres presque ponctuels et confondus, groupés en une ligne ondulcuse (p. 132, pl. 6, f. 6).

Il est surtout intéressant de noter dès maintenant la structure histologique des tigelles columellaires (p. 132, pl. 6, f. 5). On peut observer que chacune de ces tigelles a exactement la même constitution que les éléments radiaires : centres de calcification très petits groupés en une ligne sombre axiale. Chaque tigelle forme donc son propre système divergent.

Attribution spécifique des échantillons étudiés :

Tels qu'ils sont décrits ci-dessus, les caractères des structures internes concordent, d'une façon très générale, sur tous les échantillons étudiés, et suffisent pour la détermination spécifique. Naturellement, on observe de très nombreuses variations, portant surtout (J.-P. Chevalier, 1961, p. 360) sur l'ornementation des lames radiaires, la forme et les dimensions de la columelle.

Quoi qu'il en soit, l'appartenance de tous les polypiers de cette population à l'espèce *E. duodecimcostatus* (Goldf), 1826, est hors de doute.

***B.* Ontogenèse :**

Il est évident que la complexité de cette espèce justifierait une étude ontogénique de vaste ampleur, portant sur des populations importantes et d'origines diverses. Une telle recherche excèderait largement les limites de ce mémoire, dont le seul but est de mettre en évidence les possibilités de la méthode d'étude par sections sériées appliquée aux polypiers. Le partage de la population étudiée en trois groupes fondés sur des critères morphologiques ne constitue qu'une première approche de la question, et représente plutôt une commodité d'exposé qu'une véritable solution à cette question.

Ontogenèse des échantillons du groupe I (*formes allongées, cératoïdes*) :

Les échantillons de ce groupe possèdent un apex assez aigu. La figure 7, pl. III, qui représente le mieux conservé des spécimens étudiés montre que, néanmoins, l'extrémité apicale est endommagée, l'ensemble du polypier ayant subi une usure assez sensible, probablement par transport. Il n'a donc pas été possible de saisir les tout premiers stades de son développement.

Source : MNHN, Paris

Section 1. — Diam. : 1,7 mm. Fig. p. 139, pl. 9, f. 1.

La mise en place des éléments radiaires des premier et second cycle est déjà terminée : on observe en effet douze septes majeurs, d'importances presque égales. De plus, la mise en place du troisième cycle est commencée : bien qu'il n'apparaisse pas encore morphologiquement, on peut en déceler les premiers indices par l'existence, de part et d'autre des S^2, d'une ligne correspondant aux centres de calcification jointifs. (Ces observations histologiques ne peuvent être réalisées qu'en milieu liquide.) Pour chacun de ces septes, on voit très bien la progression de l'organisation, qui a lieu de l'extérieur vers l'intérieur de la muraille.

Dès ce stade il est donc possible d'orienter la section, et le plan de symétrie déterminé sera conservé durant toute l'ontogenèse.

Il importe de noter également que les anastomoses entre les bords internes des éléments radiaires majeurs commencent très tôt. Là encore, nous pouvons constater que *l'ensemble de la structure columellaire est d'origine radiaire, ce qui la rend entièrement homologue de l'ensemble « columelle chicoracée plus palis » des genres* Caryophyllia *et* Ceratocyathus *et, d'autre part, de la « columelle fasciculaire » du* Ceratotrochus multispinosus, *considérée elle aussi dans sa totalité.*

Section 2. — Diam. : 2 mm. Fig. p. 139, pl. 9, f. 2.

Achèvement de la mise en place des éléments radiaires du troisième cycle, qui s'est donc faite très rapidement.

Remarque :

Comme pour l'espèce précédente, et pour les mêmes raisons de commodité, on a affecté aux septes du premier cycle des numéros d'ordre en accord avec le gradient de polarité observé au cours de la mise en place du troisième cycle, mais qui ne prétendent pas représenter l'ordre d'apparition des septes majeurs eux-mêmes.

Sections 3.4.5. — Diam. : 2 à 4 mm. Fig. p. 139, pl. 9, f. 3, 4, 5.

Ces trois sections manifestent l'existence d'une pose ontogénique très marquée, au cours de laquelle l'évolution se réduit à une simple augmentation générale de la taille des éléments radiaires.

Signalons toutefois la croissance particulièrement importante qui affecte deux paires symétriques de S^2 : section 4, dans une des moitiés de la chambre primaire (1-2), et section 5, dans la chambre primaire (2-3).

Section 6. — Diam. : 4,4 mm. Fig. p. 139, pl. 9, f. 6.

Apparition des premiers S^3, dans la chambre primaire (1-2), de part et d'autre des deux S^2 dont nous avons noté la croissance différentielle.

Section 7. — Diam. : 4,5 mm.

Début de l'apparition (morphologique) des S^3 dans la seconde moitié de la chambre primaire (1-2).

Section 8. — Diam. : 4,5 mm.

Apparition d'une seconde paire de couples d'éléments radiaires S^4 dans la chambre primaire (2-3), dans la moitié où l'on a observé en 5 une croissance rapide des S^3. D'autre part, la seconde moitié de la chambre primaire (1-2) se trouve elle aussi subdivisée par la mise en place de la troisième paire de couples de S^3.

Sections 9-10-11-12. — Diam. : 4,9 à 6,3 mm.

Pas d'apparition de S^4 nouveaux : les modifications autres que la croissance des sections concernent les S^3 des demi-chambres primaires non encore subdivisées, qui, comme pour les sections précédentes (de 3 à 8), subissent un accroissement plus rapide. En 12, toutefois, mise en place légèrement précoce et asymétrique d'un couple de S^4.

Section 13. — Diam. : 6,6 mm.

Régularisation de la symétrie par développement de la quatrième paire de couples de S^4, dans deux demi-chambres (3-1).

Sections 14-15-16. — Diam. : 6,3 à 6,7 mm.

Achèvement de la subdivision de la chambre primaire (2-3), dans les moitiés encore indivises.

Section 17. — Diam. : 6,8 mm. Fig. p. 140, pl. 10, f. 17.

Source : MNHN, Paris

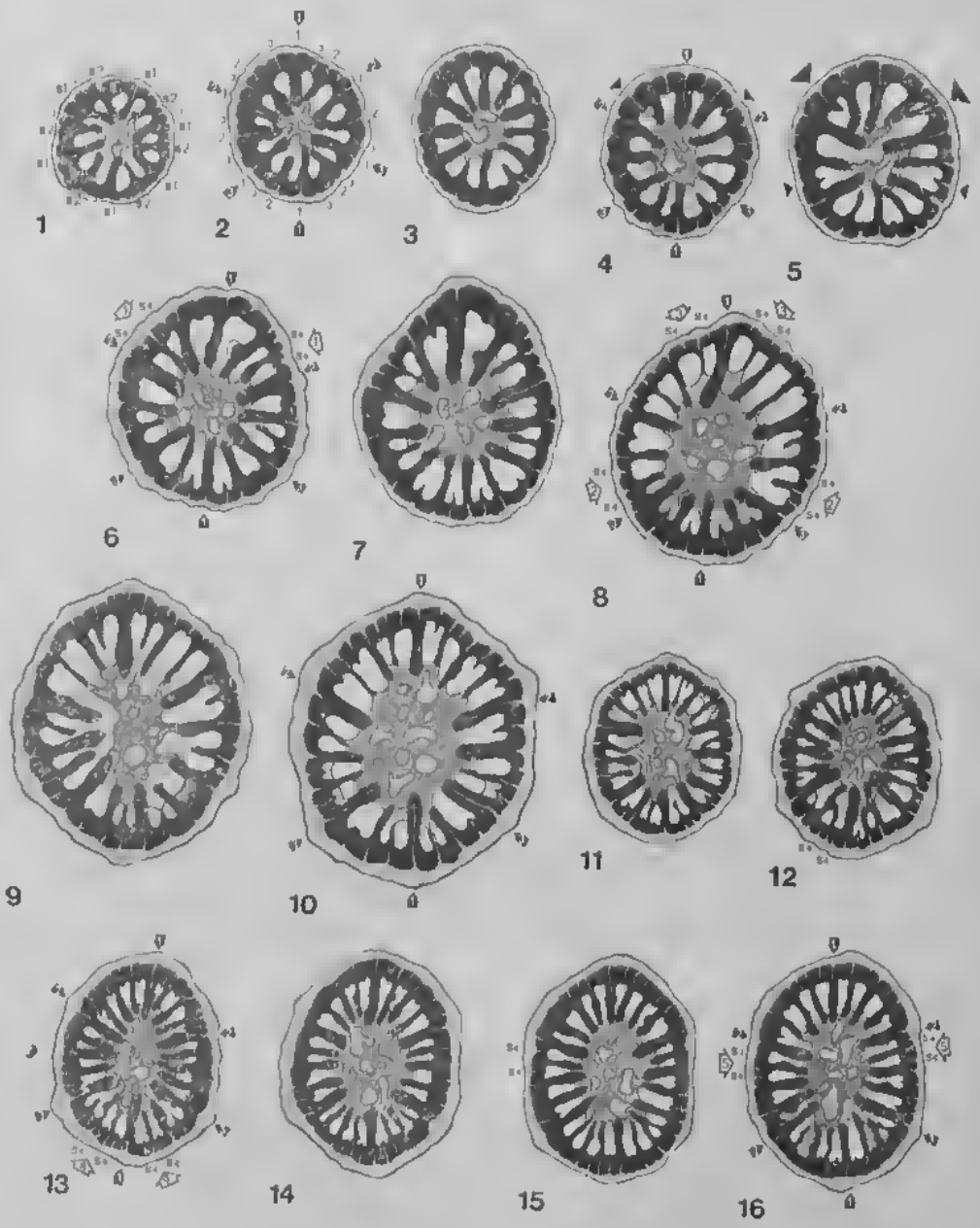


Planche 9

Ontogenèse de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : groupe I.

Source : MNHN, Paris

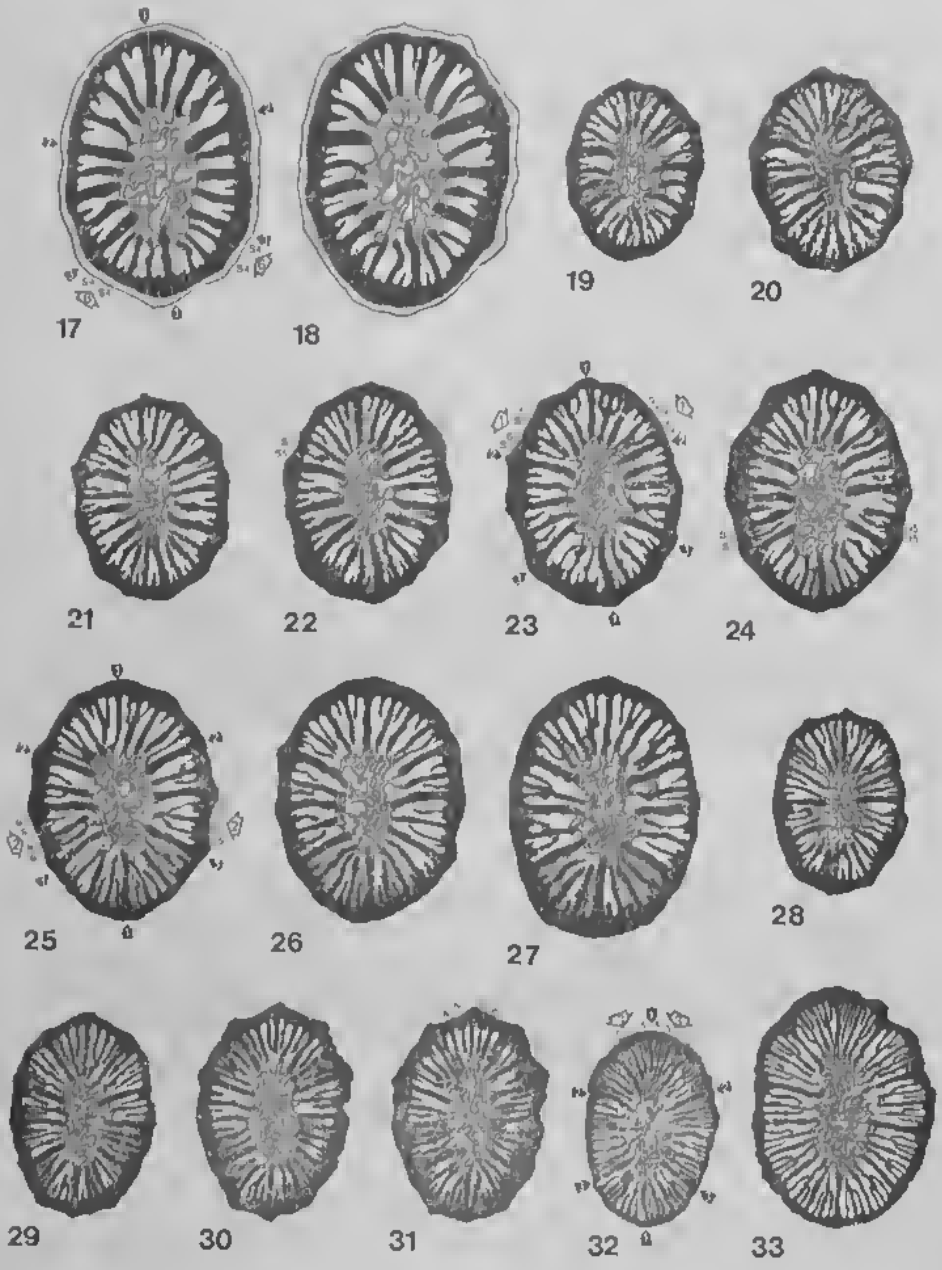


Planche 10

Ontogenèse de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : groupe I.

Source : MNHN, Paris

Apparition de la sixième paire de couples d'éléments radiaires S^4 dans la dernière demi-chambre indivise de la chambre primaire (3-1).

Le quatrième cycle d'éléments radiaires se trouve ainsi complètement achevé. Le caractère successif et l'aspect bilatéral de sa mise en place sont particulièrement évidents. L'opposition avec les conceptions classiques de Milne-Edwards et Haime est totale.

Sections 18-19-20-21-22. — Diam. : 6,9 à 8,7 mm.

Nouvelle pause importante dans l'ontogenèse. Néanmoins, bien qu'il n'apparaisse pas d'élément radiaire nouveau durant cette longue période, certains éléments radiaires du quatrième cycle acquièrent une taille supérieure à la moyenne des septes homologues. L'analogie avec la mise en place du cycle précédent permet de penser que c'est à leur niveau que vont apparaître les éléments radiaires du cinquième cycle.

Section 23. — Diam. : 8,9 mm.

Effectivement, dans la demi-chambre primaire (1-2), les premiers S^4 font leur apparition. Ces demi-chambres se trouvent pourvues en une seule fois (pratiquement), par l'apparition de deux paires de S^4 dans chacune d'elles.

Remarque :

Il est probable qu'il y a en fait une légère antériorité de l'une de ces paires par rapport à l'autre (d'un même côté du plan de symétrie). Ce point qu'il serait aisé de préciser lors d'une étude détaillée n'a qu'une importance négligeable face à l'aspect théorique de la question qui nous occupe.

Sections 24-25. — Diam. : 8,9-9,1 mm.

Même évolution : d'abord croissance rapide des septes du quatrième cycle, prélude à l'apparition des éléments radiaires du cinquième, par double paire de couples, subdivisant en une seule fois la demi-chambre primaire concernée (2-3).

Remarque :

Il importe de remarquer que les régions les plus précocement pourvues d'éléments radiaires d'un des cycles 4 ou 5 sont toujours les mêmes : l'ordre des apparitions étant remarquablement régulier.

La suite du développement montre que la mise en place du cinquième cycle est extrêmement lente, et confirme à tous égards les conclusions que nous avons déjà formulées pour les formes précédemment étudiées.

Conclusion partielle :

Organe axial : là encore, l'origine entièrement radiaire de la structure axiale apparaît clairement : son importance croît de façon continue tout au long de l'ontogenèse, par émission répétée de lobes paliformes issus du bord interne des septes.

Apparition des éléments radiaires : la symétrie bilatérale fondamentale manifestée au cours de toute l'ontogenèse est particulièrement évidente, de même que le mode successif de mise en place des éléments de chaque « cycle » (terme entendu désormais dans un sens purement morphologique, puisqu'il est impossible de lui conserver aucune implication ontogénique).

Ontogenèse des échantillons du groupe II (*formes trochoïdes*)

Section 1. — Diam. : 2 mm. Fig. p. 143, pl. 11, f. 1 et pl. V, f. 1.

Chez ces formes trochoïdes, l'apex est nettement moins aigu que chez les échantillons du groupe I et on observe toujours une tendance à la réalisation d'une sole basale plus ou moins prononcée.

La première section met en évidence l'existence d'un ensemble de six septes primaires, assimilés au premier cycle de Milne-Edwards. Il n'est pas possible de fixer leur mode d'apparition.

Néanmoins l'orientation du polypier est possible dès ce premier stade : en effet, dans la muraille, on distingue les premiers septes du second ensemble (notés S^2). Ils sont représentés uniquement dans les chambres primaires (1-2) et (3-1). Le plan de symétrie ainsi déterminé correspond avec le plan d'allongement de la section.

Remarque :

Dans les figurations, on a distingué deux régions : en noir plein, l'ensemble muraille-

Source : MNHN, Paris

septes, en grisé une zone périphérique qui correspond à un sclérenchyme sous épithécal. Celui-ci est organisé de telle sorte qu'il accroît le volume de la région costale des éléments radiaires. Or, à la base du polypier, on observe une différence évidente entre le nombre réel des septes, tel qu'on peut le fixer sur une section, et le nombre des costulations du sclérenchyme. L'observation externe pourrait conclure à la présence de 24 éléments radiaires dès la base du polypier, alors que douze seulement sont présents. En fait, la structure histologique de ces « pseudo-côtes » est très différente de celle des cloisons normales, et nullement son homologue. Chacune d'elles est formée de couches superposées, qui reliées aux pseudo-côtes voisines donnent à l'ensemble du tissu une allure concentrique. Ce sclérenchyme sous-épithécal, dont nous avons déjà rencontré un exemple chez *Caryophyllia cyathus*, est probablement une secrétion de l'exosarque.

Sections 2 à 7. — Diam. : 2 à 2,2 mm. Fig. p. 143, pl. 11 et pl. V.

Sur ces sections, assez rapprochées, apparaît un mode d'accroissement en diamètre assez particulier : en effet, à l'extéricur de la muraille telle qu'on l'observe en 1, et qui reste présente, on observe une structure concentrique analogue, dans laquelle on reconnaît les prolongements d'éléments radiaires déjà existants (parfois légèrement décalés par rapport à ceux-ci), ainsi que la présence d'éléments radiaires nouveaux qui apparaissent normalement. Tout se passe comme si la croissance en diamètre était nettement supérieure, à ce stade, à la croissance en hauteur, de sorte que la muraille se trouve reportée en position périphérique avant d'être élevée au-dessus de la muraille initiale.

Nous allons voir ce mode d'accroissement, encore très limité ici, se développer à mesure que la sole basale des polypiers prendra de l'importance.

Section 8. — Diam. 2,5 mm. Fig. p. 143, pl. 11 et pl. V.

Apparition de la première paire de couples d'éléments radiaires du troisième cycle, subdivisant les chambres primaires (1-2).

Sections 9-10. — Diam. : 2,7-3 mm.

Mise en place de la seconde paire de couples d'éléments radiaires S^3, dans les chambres primaires (2-3).

Section 11. — Diam. : 3 mm.

Achèvement de l'organisation du troisième cycle d'éléments radiaires par la subdivision de la chambre primaire (3-1).

Sections 12 à 17. — Diam. : 3-4,3 mm.

La similitude du développement de ces polypiers avec celui des échantillons du groupe I s'affirme par la présence, au même stade de développement, d'une longue pause qui introduit une rupture marquée dans le processus de mise en place de l'appareil septal.

Section 18. — Diam. : 4,6 mm. Fig. pl. 12, p. 138 et pl. VI, p. 163.

Apparition des premiers éléments radiaires du quatrième cycle, qui marque la reprise du développement. Ces septes apparaissent dans deux demi-chambres symétriques des chambres primaires (1-2), de part et d'autre des S^3. Leur localisation est donc exactement identique à celle des éléments radiaires correspondants des échantillons du groupe I.

Sections 19-20-21. — Diam. : 4,6-4,9 mm.

Apparition, dans les chambres primaires (2-3), d'une seconde paire de couples d'éléments radiaires S^3.

Sections 22-23-24. — Diam. : 4,9-6 mm.

Première subdivision des chambres primaires (3-1).

La similitude ontogénique entre les formes I et II se confirme par le mode de mise en place des septes du quatrième cycle dont les apparitions successives se font à des « loci » rigoureusement analogues chez les échantillons de ces deux ensembles.

Il importe de remarquer, de plus, que l'interruption entre le troisième et le quatrième cycle sépare encore plus nettement ces deux groupes d'éléments radiaires si l'on compare leur mode d'apparition : le troisième cycle se complétant progressivement et régulièrement à partir du pôle ontogénique, le quatrième suivant un processus alterne, les chambres primaires se subdivisant d'abord par moitiés.

Sections 25-26-27. — Diam. : 6-6,4 mm. pl. 12, p. 144 et pl. VI, f. 23.

Les chambres primaires, déjà subdivisées par moitiés, vont se compléter une par une. En 27, régularisation de la chambre (2-3).

Source : MNHN, Paris

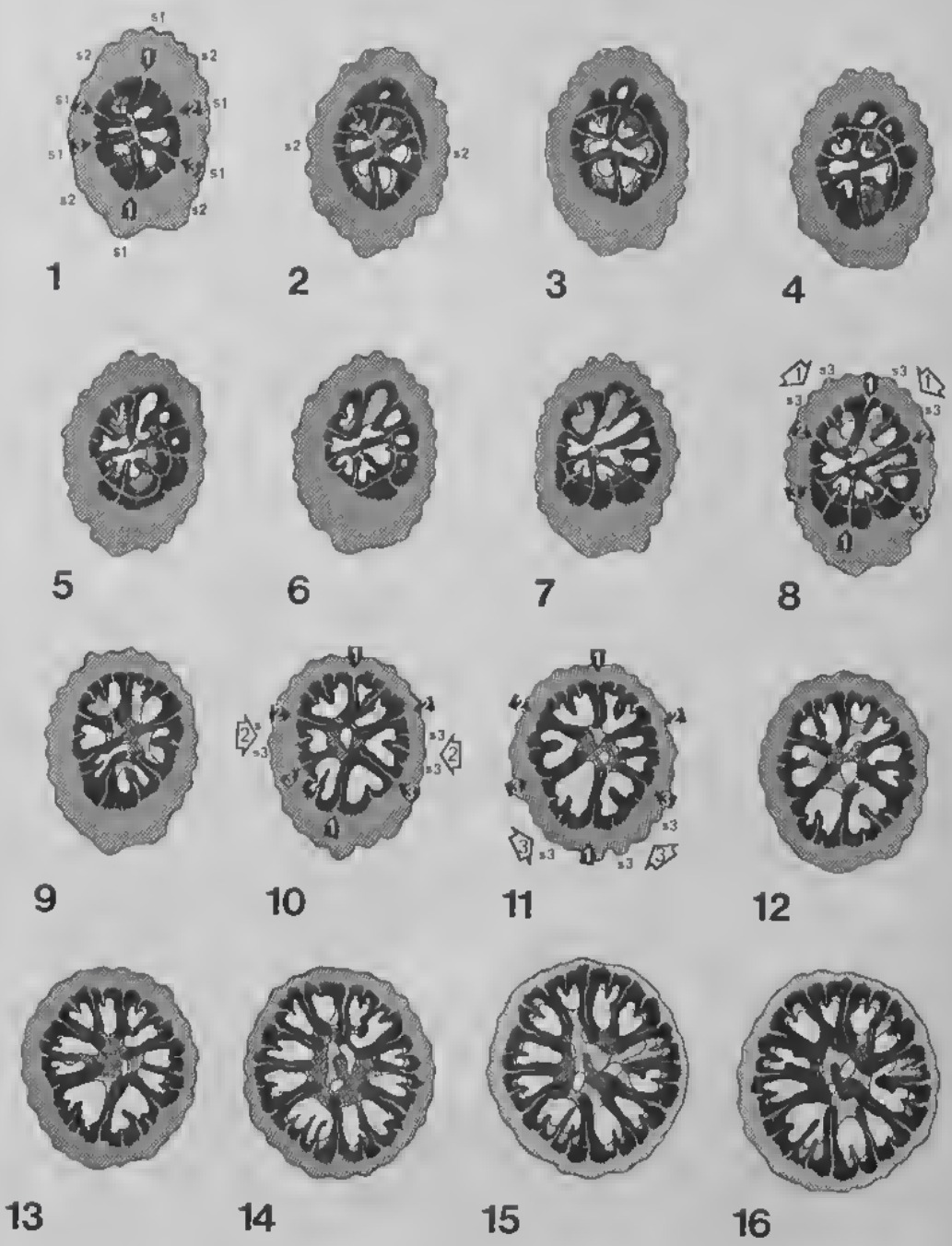


Planche 11

Ontogenèse de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : groupe II.

Source : MNHN, Paris

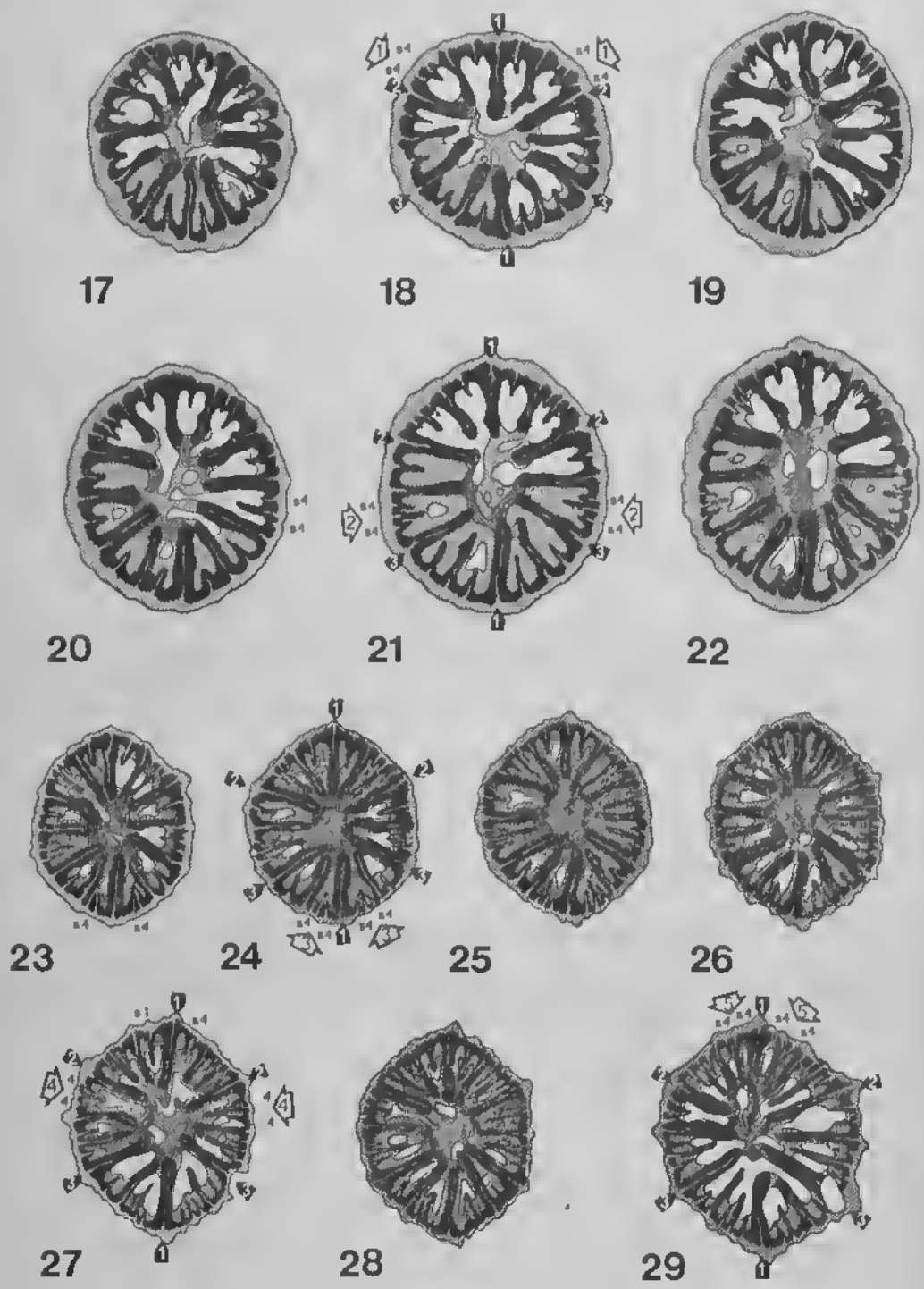


Planche 12

Ontogenèse de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : groupe II.

Source : MNHN, Paris

Section 28-29. — Pl. 12, p. 144, f. 28-29 et pl. VI, f. 24-25. Diam. : 6,6 mm.
Une cinquième paire de couple S^3 termine la subdivision de la chambre primaire (1-2).

Conclusions :

L'étude des échantillons de ce groupe présente un double intérêt. D'une part les caractères fondamentaux de l'ontogenèse mis en évidence dans les chapitres précédents y sont encore vérifiés. De plus, l'étroite similitude du développement chez les échantillons des groupes I et II apporte un argument considérable à leur maintien à l'intérieur du même taxon spécifique.

D'une façon plus générale, il est probable que les modalités de la mise en place de l'appareil septal fourniront des critères intéressants pour la discussion des rapports entre des formes morphologiquement proches.

Ontogenèse de spécimens du groupe III

Rappelons que la complexité de l'espèce étudiée nous a conduit à réunir dans ce groupe les formes qui n'appartiennent pas visiblement à l'un ou l'autre des deux termes extrêmes. Il ne s'agit donc nullement d'une classification véritable des variétés qu'il est possible de reconnaître chez le *E. duodecimcostatus*, travail qui nécessite une étude absolument exhaustive des caractères des polypiers.

Par conséquent, les résultats ci-dessous, qui décrivent l'ontogenèse d'un seul des échantillons de ce groupe, ne prétendent pas fournir des résultats valables pour son ensemble. L'étude d'autres échantillons, qu'il n'a pas été possible de figurer ici, a permis de mettre en évidence des variations qui portent uniquement sur l'ordre relatif de la mise en place des éléments radiaires. Ces différentes modalités de l'ontogénèse devront naturellement être prises en compte lors d'une étude complète de l'espèce. En ce qui concerne les conclusions auxquelles nous sommes parvenus jusqu'à présent au cours de ce mémoire, elles ne subissent aucune atteinte.

Section 1. — Diam. : 2,5 mm. Fig. p. 147, pl. 13, fig. 1.
L'échantillon étudié ci-dessous présentait une sole basale bien développée dont la première section nous révèle le mode de réalisation.

On peut distinguer trois murailles concentriques, la dernière n'étant pas complète. Il est donc possible, dans une certaine mesure de fixer l'ordre d'apparition des éléments radiaires (sans avoir recours à leurs tailles respectives qui est, nous l'avons vu un caractère insuffisant), mais en se fondant sur leurs positions par rapport à ces murailles.

Ceux qui sont à l'intérieur de la muraille la plus interne (qui est fort probablement la plus ancienne), peuvent être interprétés comme les éléments radiaires primaires. Notés S^1.

Dans l'espace compris entre la muraille interne et celle qui l'entoure, on observe :
— le prolongement vers l'extérieur des six septes primaires;
— six nouveaux éléments radiaires, intercalés avec ceux-ci, dans lesquels on reconnaît évidemment le second cycle. Notés S^2.

Le principe d'édification de la sole basale de ces polypiers est reconnaissable ici avec encore plus de clarté que pour les échantillons précédents : les murailles successives marquent les étapes de la croissance en diamètre et s'interrompent dès que le taux de croissance verticale prend une valeur suffisante.

Section 2. — Diam. : 2,6 mm.
Le troisième cycle se met en place sans qu'il soit possible de déceler un ordre d'apparition de ses éléments.

La muraille interne commence à disparaître, montrant que son développement vertical est resté très faible.

D'autre part, à partir de ce stade se trouve réalisé l'accord entre la morphologie du sclérenchyme périphérique (figuré grisé clair), et la constitution de l'appareil septal. Au stade 1, en effet, alors que l'appareil septal ne comptait que douze éléments radiaires, il existait déjà 24 crêtes qu'on aurait pû interpréter, extérieurement, comme les bords costaux.

Sections 3-4-5-6. — Diam. : 2,6-2,8 mm.
Comme pour les deux formes déjà étudiées, l'achèvement de la mise en place du troisième cycle marque le début d'une longue pause ontogénique, au cours de laquelle il se produit

Source : MNHN, Paris

uniquement une croissance en longueur, manifestée par la disparition progressive des murailles les plus internes.

Section 7. — Diam. : 3,1 mm.

Début de la mise en place du quatrième cycle. Subdivision de deux demi-chambres primaires (1-2) symétriques.

Sections 8-9-10-11-12. — Diam. : 3,2-4,7 mm. Fig. p. 148, pl. 14.

Apparition des S^2 dans les chambres primaires (3-1). Ils se développent bien à leur place normale dans cette chambre, mais l'irrégularité réside dans le fait que, pour les échantillons des groupes précédents, les chambres (3-1) n'étaient divisées qu'après les (2-3).

Sections 13-14. — Diam. : 5 mm.

Les demi-chambres (2-3) se subdivisent à leur tour. A ce stade, si l'on néglige l'irrégularité que nous venons d'observer (dont on ne peut dire si elle a une véritable valeur générale), la similitude avec les développements des échantillons précédents est totale, le caractère essentiel étant la tendance à une subdivision partielle des chambres primaires par des couples d'éléments radiaires apparaissant en alternance avec les demi-chambres qui restent (provisoirement) indivises.

Sections 15 à 19. — Diam. : 5,2 à 8 mm.

Achèvement de la mise en place du quatrième cycle.

C. — *Conclusions :*

L'intérêt majeur de l'étude ontogénique réalisée chez *E. duodecimcostatus*, en dehors de la confirmation des modalités de l'ontogenèse, réside dans l'étude des rapports entre la morphologie et le développement de l'appareil septal.

Naturellement, les conclusions que l'on peut tirer d'une étude aussi limitée sont très partielles, mais on constate qu'aux trois types morphologiques individualisés au début de ce chapitre, correspondent des comportements ontogéniques différents au niveau de l'apex.

D'autre part, il est indéniable que la mise en place des éléments radiaires se réalise d'une façon suffisamment constante chez toutes les formes étudiées pour conférer une unité fondamentale à l'ensemble de cette population qu'on aurait tendance à subdiviser en un nombre plus ou moins grand de catégories systématiques.

L'interprétation de ces deux conclusions apparemment contradictoires ne trouvera de fondements solides que par une étude plus étendue de l'espèce.

Source : MNHN, Paris

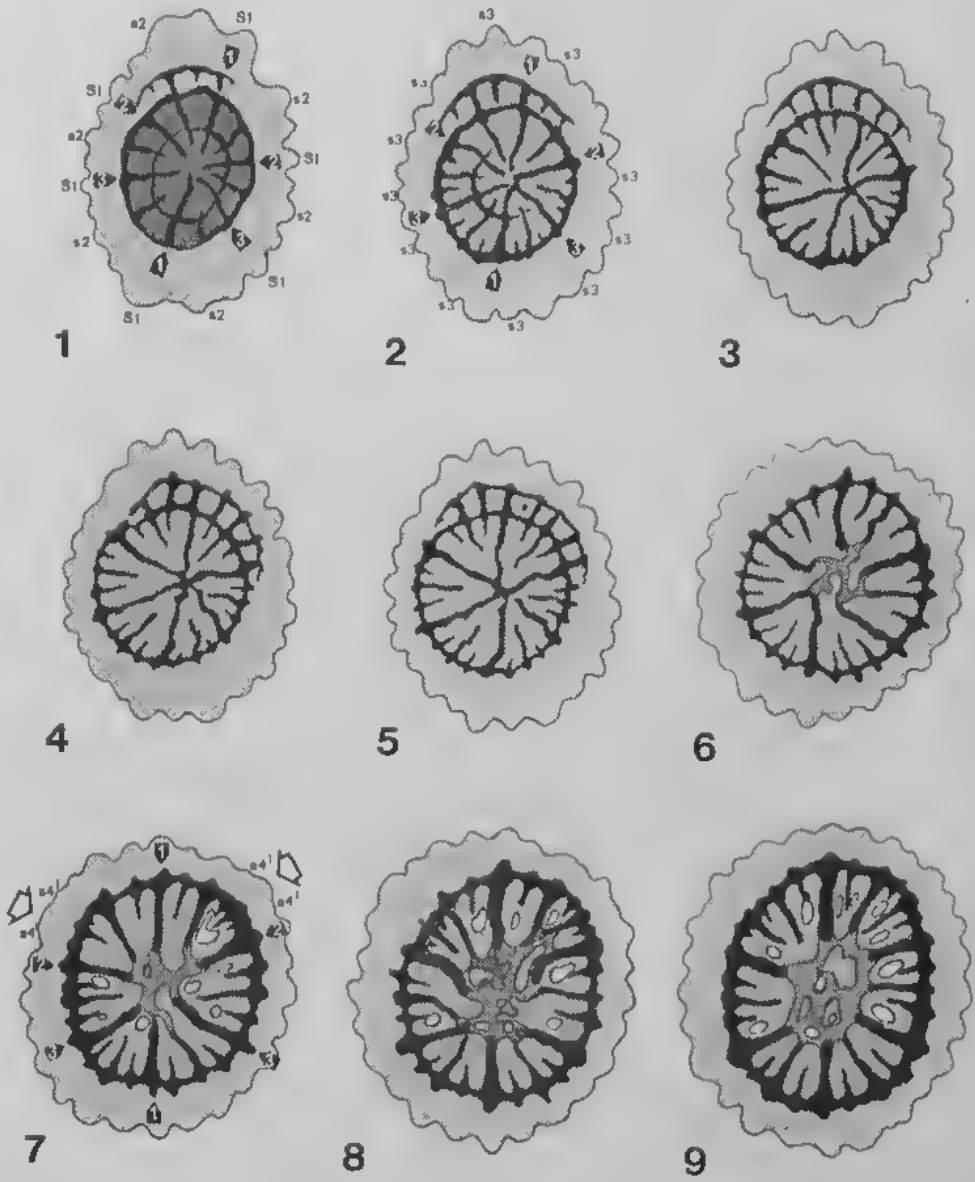


Planche 13

Ontogenèse de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : groupe III.

Source : MNHN, Paris

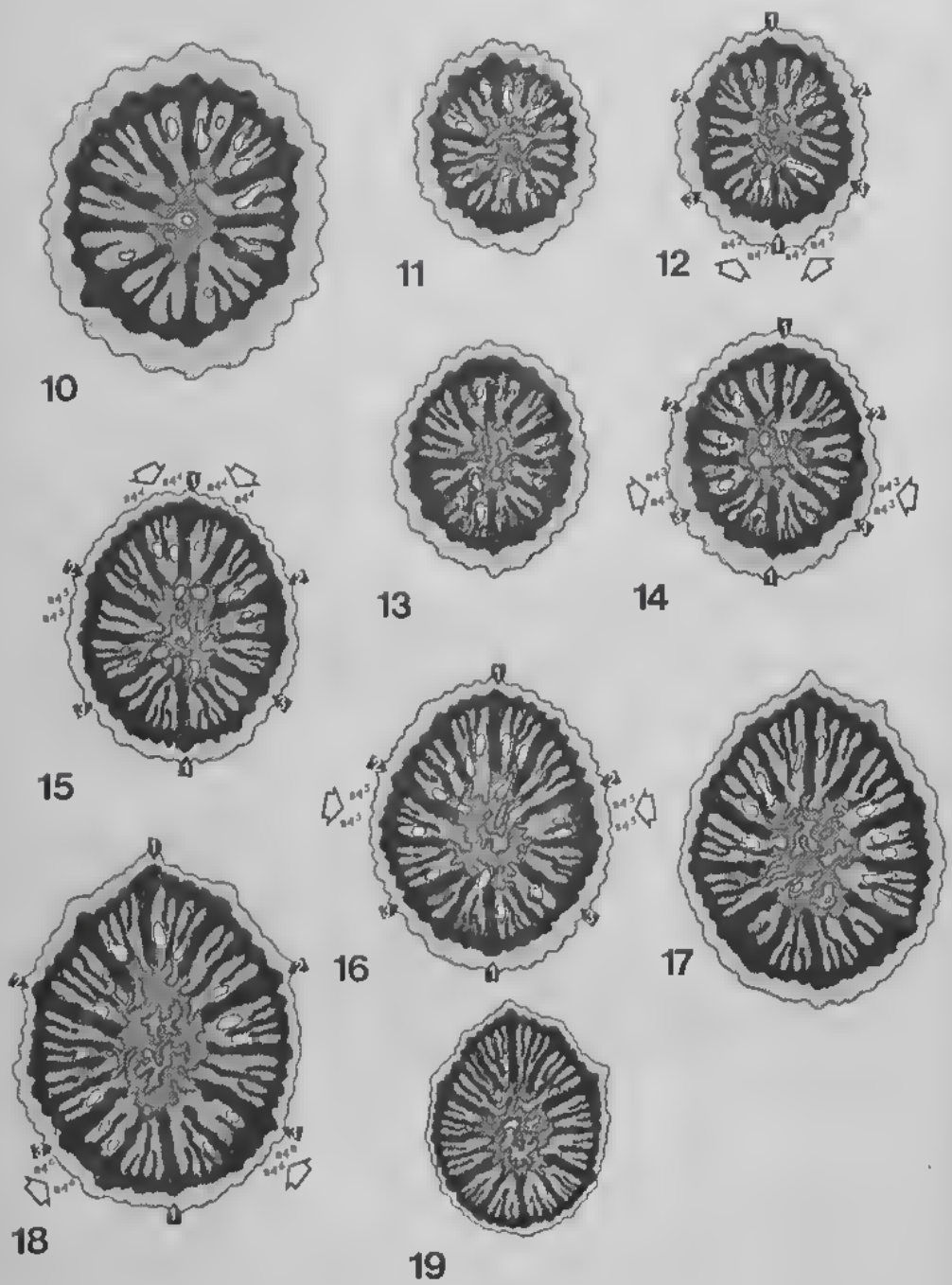


Planche 14

Ontogenèse de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : groupe III.

Source : MNHN, Paris

CHAPITRE III

PARACYATHUS M. Edw. et H.

Nous étudierons en dernier lieu l'ontogenèse de deux espèces dont les caractéristiques, assez différentes, apportent d'utiles compléments aux principaux résultats issus des chapitres précédents.

Les auteurs reconnaissent pour espèce type de ce genre le *P. procumbens* M. Edw. & H., 1848. La collection Michelin en réunit quelques échantillons, dont deux sont figurés pl. VII, f. 5-10-11. Les caractères génériques classiques y sont bien visibles.

Au sujet de ce genre, J.-P. Chevalier (1961, p. 324) précise, dans sa diagnose, l'origine des éléments verticaux que les auteurs ont considérés comme des palis : « ce sont des lobes paliformes verticaux, se confondant plus ou moins avec les papilles de la columelle ».

La figure 3, pl. 7, dessinée d'après un des échantillons de la collection Michelin, montre clairement, en effet, que le bord interne des éléments radiaires émet plusieurs lobes paliformes successifs. Chez *Paracyathus,* ces éléments restent subverticaux et rectilignes, alors que chez *Ceratotrochus duodecimcostatus*, où il se formait également plusieurs lobes paliformes par élément radiaire, leur mode de croissance très sinueux conduisait à l'édification d'un organe axial à structure spongieuse très caractéristique de cette espèce.

PREMIÈRE PARTIE

Étude de *Paracyathus turonensis* M. Edw. & H.

Provenance des échantillons étudiés : Coll. Michelin.
Origine géographique : Helvetien de Manthelan (Touraine).

Description des polypiers étudiés : figures pl. VII, f. 1 à 7.

Petits polypiers larges, courts, fixés, dont la sole basale, très développée, s'étale sur le substratum. Leur axe de croissance est légèrement courbé, le plan du bord calicinal étant oblique par rapport à l'axe.

L'ornementation externe est assez peu développée, et encore atténuée ici par érosion.

Dimensions : hauteur, 6 à 10 mm; diamètre, 5 à 6 mm.

Dépression calicinale vaste et profonde, de forme assez variable, le fond étant occupé par un ensemble de tigelles verticales représentant, selon les auteurs, les éléments « columellaires et les palis ».

Appareil septal : Les éléments radiaires, jamais exserts portent une forte ornementation sur leurs faces latérales : granules aigus, souvent soudés entre eux, et particulièrement développés à la bordure interne des septes. Leur arrangement, souvent mal défini, présente la disposition ordinaire des Caryophyllidae : rangées parallèles aux bords interne et distal conjuguées avec une orientation plus ou moins nette en files perpendiculaires à ces bords.

Le bord distal des septes majeurs est largement convexe, leur bord interne, vertical, atteint l'organe axial. Au contraire, le bord distal des septes d'ordre inférieur s'infléchit rapidement, de sorte que leur bord interne reste voisin de la muraille.

Histologie :

Éléments radiaires : costo-septes de structure typiquement caryophylloïde : centres de calcification punctiformes et serrés, trabécules très petits et mal définis. Une telle structure nous fournira un argument important lors d'une discussion de la nature des éléments verticaux axiaux.

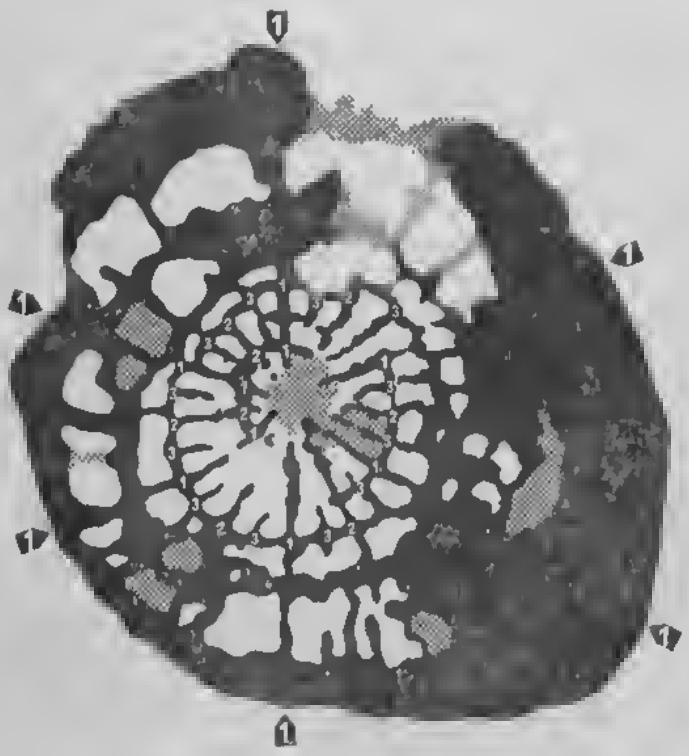
Muraille : septothécale.

Source : MNHN, Paris

Étude ontogénique :

Section 1. — Diam. : 4 m. Fig. p. 151, pl. 15, f. 1.

La première section qui permette d'interpréter la sole basale confirme l'interprétation donnée au chapitre précédent concernant le mode d'édification de cet élément squelettique. Le décalage entre croissance en hauteur et croissance en diamètre atteint une valeur telle que, pratiquement, la plus grande partie de l'extension latérale est réalisée avant que le polypier commence à s'élever au-dessus du substratum. Ainsi, l'interprétation de l'appareil septal serait assez aléatoire si les murailles successivement édifiées au cours du développement horizontal ne nous donnaient des indications suffisantes pour fixer les rapports des éléments radiaires entre eux. Le nombre de ces murailles est d'ailleurs très variable selon les échantillons : celui qui est figuré pl. 15 n'en comple que deux, mais certains autres en possèdent trois, parfois quatre, sans qu'elles soient toutes entièrement constituées (v. T.F. 6 ci-dessous).



T.F. 6. — Interprétation de la sole basale de *Paracyathus turonensis* : les murailles successives, plus ou moins complètes, permettent d'interpréter l'appareil septal.

A l'intérieur de la muraille la plus centrale, on est évidemment réduit à se fonder sur la taille relative des éléments radiaires pour leur attribuer un numéro d'ordre. Nous avons vu quelles réserves suscitait une telle façon de procéder, aussi toute interprétation resterait hypothétique si l'on n'avait, comme moyen de contrôle, l'apparition des éléments radiaires ultérieurs, qui en fonction des résultats déjà obtenus, confirme ou non la hiérarchie introduite *a priori*.

La première section montre qu'au cours de l'édification de la sole basale du polypier les éléments radiaires des trois premiers cycles sont mis en place. Seule l'apparition des éléments du quatrième cycle permettra de déceler de façon rigoureuse un éventuel plan de symétrie.

Section 2. — Le développement des septes du quatrième cycle commence immédiatement. Pour certains échantillons même, il est déjà réalisé au niveau de la sole basale.

Source : MNHN, Paris

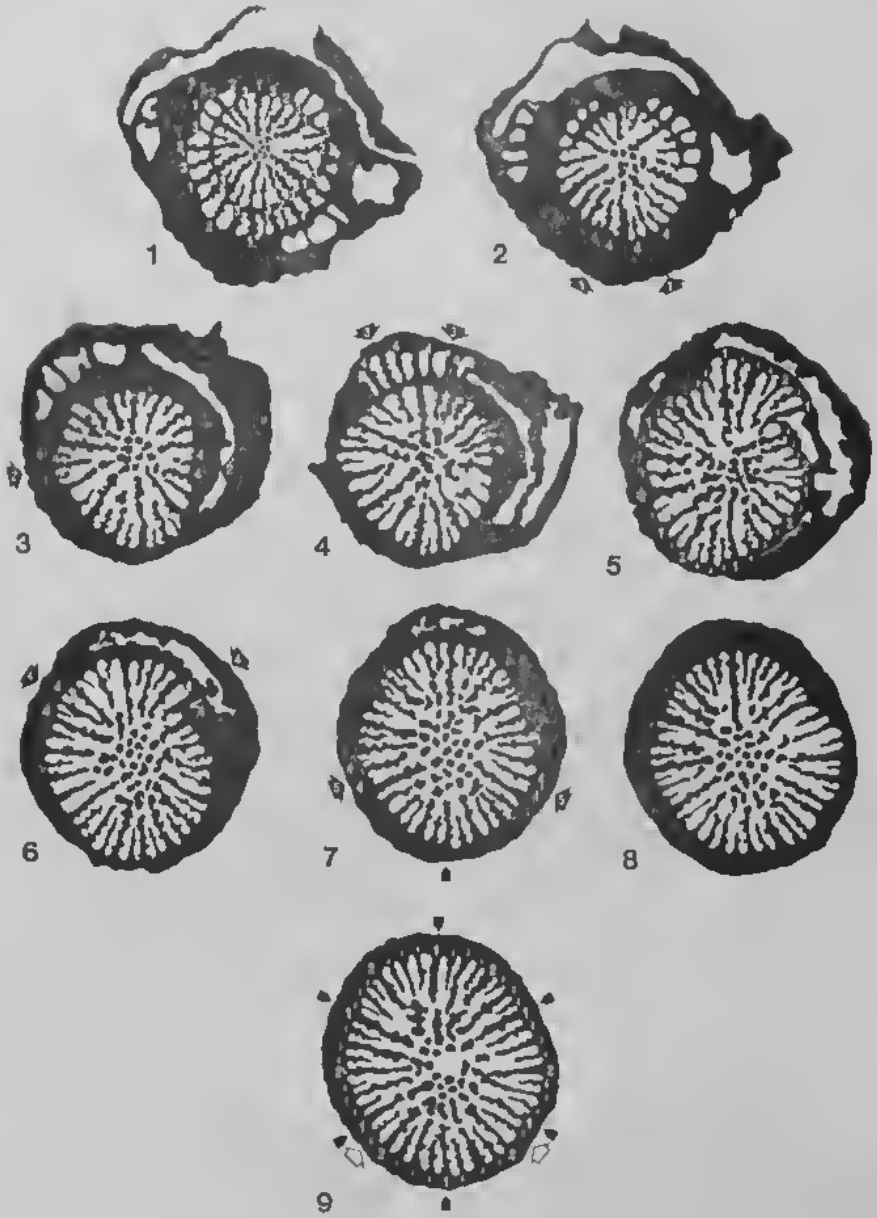


Planche 15

Figuration des principales sections de l'étude de *Paracyathus turonensis*.

Source : MNHN, Paris

Leur mode d'apparition confirme les résultats déjà obtenus : elle se fait par subdivision de demi-chambres primaires symétriques. Dès ce stade, il est alors possible de fixer un plan de part et d'autre duquel s'organisera l'ontogenèse.

Section 3. — Apparition des S^3, selon les modalités analogues, dans une des moitiés de chaque chambre primaire latérale.

Section 4. — Subdivision de deux demi-chambres symétriques en (3-1).

Remarque :

L'ordre d'apparition des S^3 est encore du type alterne, chaque chambre primaire présentant à ce moment la constitution suivante (1-3-2-4-3-4-1) [Section 5]. Elles vont maintenant se compléter progressivement.

Section 6. — Régularisation de la chambre primaire (3-1).

Section 7. — Apparition de la cinquième paire de couples de S^3, dans les demi-chambres primaires latérales qui en étaient encore dépourvues.

Sections 8-9. — La sixième paire de couple S^3, qui devrait apparaître en (4'-2) pour régulariser cette chambre n'y apparaît pas. L'appareil septal définitif est constitué dès cette section.

Conclusions :

Apparition des éléments radiaires : sur un mode *bilatéral* et *successif* qui apparaît très clairement dans la mise en place du quatrième cycle.

Nature des éléments axiaux : On ne peut constater aucune différence parmi les divers éléments qui constituent l'organe axial. Qu'ils soient périphériques ou centraux, ils sont tous issus du bord interne des éléments radiaires selon un processus identique à celui représenté p. 133, pl. 7, f. 3. Ils sont donc tous rigoureusement homologues, et il n'y a pas lieu d'y distinguer comme cela a été fait pour *Paracyathus* et d'autres genres (par exemple le *Thecocyathus tintinnabulum* Goldf figuré pl. VII, p. 71, f. 12 à 15), une structure centrale qui serait de nature columellaire, et des éléments périphériques représentant les pali. Quant à l'existence d'un système divergent proprement-dit dans chacun de ces éléments, il est naturellement assez difficile de se prononcer à ce sujet. Remarquons toutefois qu'on ne peut considérer les tigelles axiales comme des trabécules simples issues des éléments radiaires : en effet, nous avons noté comme *caractère de famille* la constitution des septes à partir de poutrelles extrêmement petites et mal définies. Aussi, une homologie pure et simple entre un élément vertical axial et une poutrelle septale est assez peu concevable. On comprendrait mieux que, par un phénomène analogue à celui observé chez les autres échantillons étudiés jusqu'ici, tout un groupe de poutrelles s'isole du bord interne du septe pour continuer à croître au centre du lumen, la différence principale étant réduite au fait que chez *Paracyathus*, ce groupe de poutrelles édifie une tigelle sub-cylindrique dont l'axe est occupé par les centres de calcifications confondus.

DEUXIÈME PARTIE

Étude de *Paracyathus caryophyllus*, Lam. 1816

Nous avons pu étudier quatre échantillons de cette espèce, pris dans la collection Michelin. L'un d'entre eux est figuré pl. VII, f. 8,9. Ils correspondent très exactement à la description de l'espèce donnée par Milne-Edwards et Haime (1848, p. 322). Leur origine géographique est d'ailleurs celle donnée par ces auteurs : île Sheppey (Angl.), Eocène.

L'essentiel de la diagnose originale est le suivant :

« Polypier cylindro-conique droit, fixé par une base médiocrement large (ce caractère n'apparaît pas sur les échantillons les plus courants, comme le remarquent les auteurs de cette description, car l'érosion a ordinairement détruit la muraille et rendu la base mousse).

« Calice circulaire, à fossette très peu profonde.

« Columelle finement papilleuse. Quatre cycles. Cloisons couvertes de grains saillants Il semble inutile de reprendre une description qui s'accorde parfaitement à tous ces caractères (v. f. 8, pl. VII).

Source : MNHN, Paris

Ontogenèse :

Section 1. — Diam. : 1,8 mm. Fig. p. 154, pl. 16.

Contrairement à l'espèce précédente, l'apex relativement aigu de ce polypier donne des sections parfaitement orientables dès l'origine.

La première section montre en effet une symétrie bilatérale très prononcée, particulièrement évidente en ce qui concerne la mise en place du troisième cycle :

— chambre primaire (1-2) : les éléments radiaires S^3 sont déjà bien individualisés;

— chambre primaire (2-3) : ils commencent à apparaître de part et d'autre des S^2;

— chambre primaire (3-1) : encore totalement dépourvue de S^3.

Section 2. — Diam. : 2 mm.

Individualisation des S^3 dans la chambre primaire (2-3).

Section 3. — Diam. : 2,3 mm.

Achèvement de la mise en place du troisième cycle en (3-1).

En même temps, première indication du développement des éléments radiaires du quatrième cycle par subdivision de deux demi-chambres symétriques en (1-2).

Section 4. — Diam. : 2,7 mm.

Seconde paire de couples de septes du quatrième cycle. Notés 4^2.

Section 5. — Diam. : 3 mm.

La troisième paire de couple S. 4 apparaît dans la même demi-chambre que la précédente, de sorte que les chambres primaires (2-3) se trouvent dès maintenant entièrement subdivisées.

Section 6. — Diam. : 3,4 mm.

Apparition des S. 4^3, dans les chambres (3-1).

Section 7. — Diam. : 3,7 mm.

Développement des S. 4^3 qui terminent la subdivision de la chambre (1-2).

Section 8. — La section présente l'aspect définitif de l'appareil septal du *Paracyathus caryophyllus*. De même que pour l'espèce précédente, une des demi-chambres primaires reste non subdivisée : dépourvue de S. 4.

Conclusion :

Une nouvelle fois, nous pouvons vérifier, sous une forme extrêmement caractéristique l'aspect bilatéral du développement du polypier. Grâce à la particularité de tous ces échantillons qui ont perdu leur muraille, l'arrangement de l'appareil septal est parfaitement visible, et la photographie 9, pl. VII, qui représente l'un d'eux vu par l'apex, permet de noter aisément la position privilégiée de deux des sextes majeurs, alignés dans un même plan, de part et d'autre duquel sont disposés les éléments radiaires, en symétrie bilatérale absolue.

Cette figure résume avec évidence les résultats obtenus au cours de cette étude.

Source : MNHN, Paris

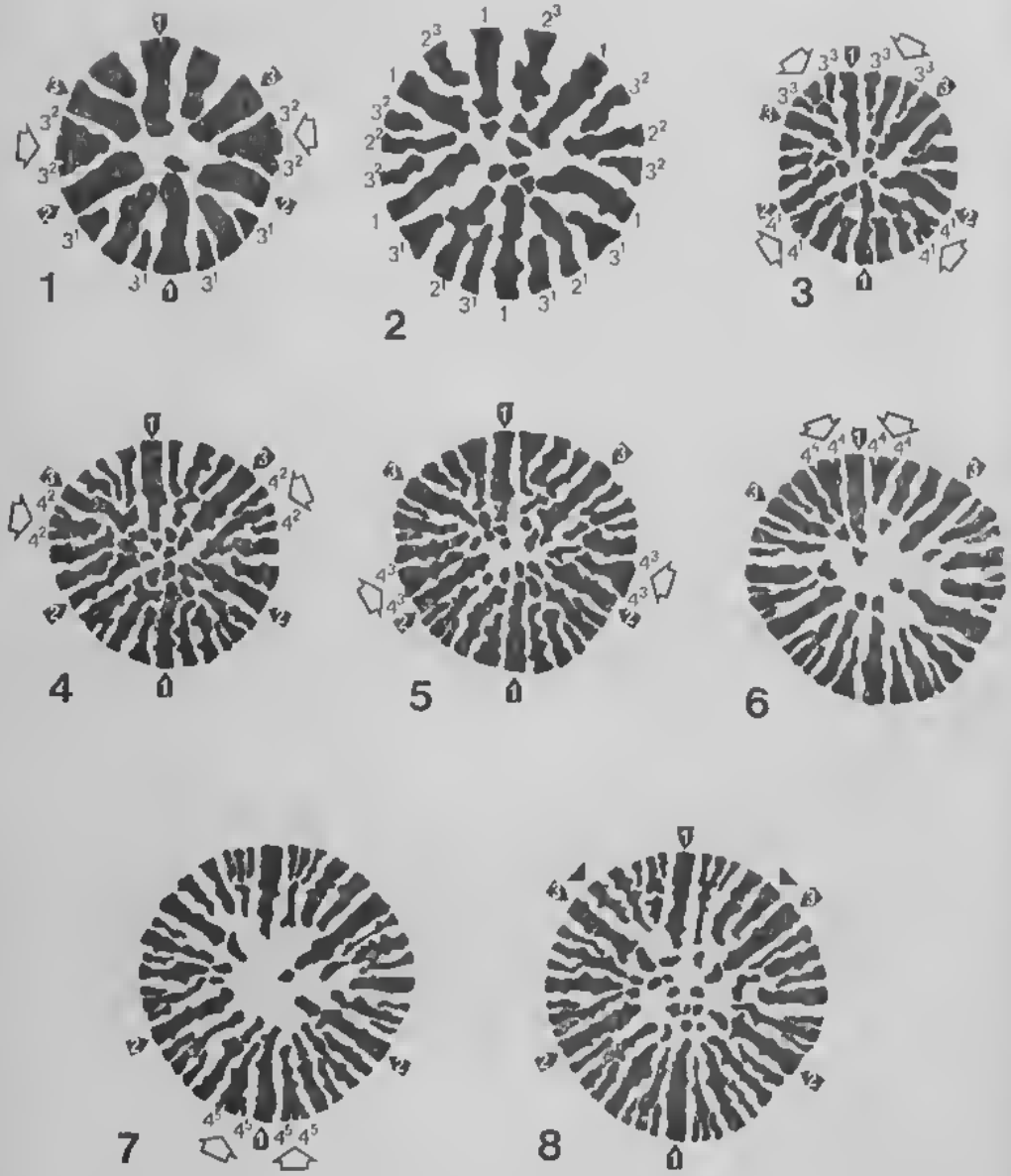


Planche 16

Mise en place de l'appareil septal de *Paracyathus caryophyllus*.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSION GÉNÉRALE

Les résultats qu'il est possible de réunir, au terme de cette brève étude, portent sur les points suivants :

Structure axiale

En regroupant sous ce terme les éléments qui ont été interprétés comme palis et columelle par les anciens auteurs, il apparaît qu'il existe une **homologie totale entre les structures axiales si diverses de ces Caryophyllidae.** La columelle chicoracée de *Caryophyllia cyathus* entourée de sa couronne de lobes paliformes, le faisceau de tigelles indifférenciées qui occupe le centre du lumen de *Paracyathus*, la columelle spongieuse de *Edwardsotrochus* constituent des ensembles strictement homologues, édifiés à partir d'éléments issus du bord interne desseptes, et dont **seuls les comportements diffèrent au cours de l'ontogenèse déterminent les morphologies si variées.**

Éléments radiaires

Les résultats relatifs à la mise en place de l'appareil septal montrent que, parmi les polypiers étudiés, aucun ne présente un développement compatible avec les lois de Milne-Edwards.

— **Tout au long de l'ontogenèse se manifeste une symétrie bilatérale, et non radiaire.**

— **L'apparition des septes se fait selon un mode successif et non cyclique.**

Ainsi que l'a souligné J. Alloiteau (1959), les implications de ces faits sont de nature à apporter de profonds changements aux conceptions classiques sur la systématique du groupe des Madréporaires, quant à ses subdivisions majeures.

De plus, bien que le nombre des cas étudiés soit restreint, il apparaît que le développement de chaque forme, se réalise selon des modalités précises, qu'il est possible de mettre en évidence. La connaissance de l'ontogenèse, étendue à un nombre suffisant d'espèces, semble pouvoir contribuer à l'établissement d'une systématique plus naturelle jusque dans les taxa les plus inférieurs.

Source : MNHN, Paris

OUVRAGES CITÉS

Alloiteau J. — 1958 : Monographie des Madréporaires fossiles de Madagascar. *Ann. géol. Madagascar,* n° 25, 218, p. 38, pl. Paris.

—— 1959 : Recherches sur le développement du squelette chez les Madréporaires. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7e sér., t. I, p. 678-686.

Chevalier J.-P. — 1961 : Recherches sur les Madréporaires et les formations récifales miocènes de la Méditerranée occidentale. *Thèse-Mém. Soc. géol. Fr.*, N. S., t. XL, mém. n° 93.

Duerden J. E. — 1900 : Ordre of appearance of the mesenteries and septa in the Madreporaria. *Circ. Johns Hopk. Univ.*, vol. XIX, p. 47-53, 12 fig.

Ehrenberg C. G. — 1834 : Beiträge zur Kentniss der Korallenthiere des rothen Meetes. *Abh. k. Ak. Wiss.* Berlin, p. 250-380.

Ellis J. et Sollander D. — 1786 : Natural history of many curious and un commun Zoophytes. Londres.

Kunth A. — 1869 : Beiträge zur Kentniss fossiler Korallen. 2. Das Wachsthumgesetz der Zoantharia rugosa und über Calcaeola sandalina. *Zeits. d. Deutsch. geol. Gesell.* Vol. XXI, p. 647-688.

Lacaze-Duthiers (H. de). — 1873 : Développement des Coralliaires. Deuxième mémoire : Actiniaires à polypiers. *Arch. Zool. Exp. et Génér.*, vol. II, p. 269-348, pl. XII-XV.

Lamarck (J. B. P. de). — 1801 : Système des animaux sans vertèbres. Paris, 432 p.

—— 1816 : Histoire naturelle des animaux sans vertèbres. Paris, 568 p.

Milne-Edwards H. et Haime J. — 1848 : Recherches sur les Polypiers. Premier mémoire : Observations sur la structure et le développement des polypiers en général. *Ann. Sc. Nat.*, 2e sér. Zool., t. IX, p. 37-89.

—— 1848 (*b*) : Monographie des Turbinolides. *Ann. Sc. Nat.*, 2e sér. Zool., t. IX, p. 211-344.

Milne-Edwards H. — 1857 : Histoire naturelle des Coralliaires. Paris, 3 vol. plus un atlas.

Oken L. — 1815 : Erdkorallen, Steinkorallen. *Lehrb. Naturges.* Leipzig, Bd. III, 1 Abt., p. 57-74.

Schweigger A. F. — 1820 : Handbuch der Naturgeschichte der skelettlosen ungegliederten Tiere. Leipzig, 776 p.

Seguenza G. — 1863 : Disquisizioni paleontologische intorno ai Corallarii fossili delle rocce terziarie del distretto di Messina. *Mem. r. Ac. Sc.*, Torino, ser. II, t. 21, 156 p., 15 pl.

Vaughan T. W. et Wells J. W. — 1943 : Revision of the suborders, families and genera of the Scleractinia. *Geol. Soc. of Am.* Special Paper, n° 44.

Lecompte M. — 1952 : Madréporaires paléozoïques *in* Piveteau : Traité de Paléontologie. T. I. p. 419-501. Masson, Paris.

Semper C. — 1872 : Ueber Generationswechsel bei Steinkorallen und über das M. Edwardsche Wachstumgesetz des Polypen. Zeit. f. wiss. Zool. Bd. XXII, p. 235-280, pl. 16-21.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

7 564020 6

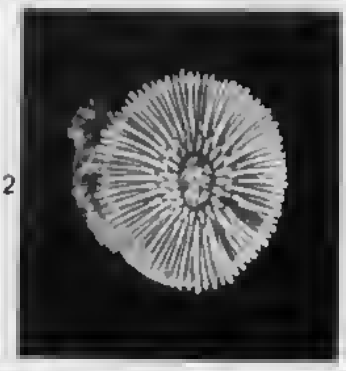
Source : MNHN, Paris

Planche I

FIG. 1. — Échantillon n° 2 de *Caryophyllia cyathus* (G. 2).
FIG. 2 et 3. — Échantillon n° 1 de *C. cyathus* : face calicinale et profil (G. 2).
FIG. 4 et 7, 5 et 8. — Deux échantillons de *Ceratocyathus cf. zanclaeus* (faces caliciuales et profils) (G. 2).
FIG. 6. — Photographie d'un élément radiaire palifère de *C. cf. zanclaeus* (G. 8).

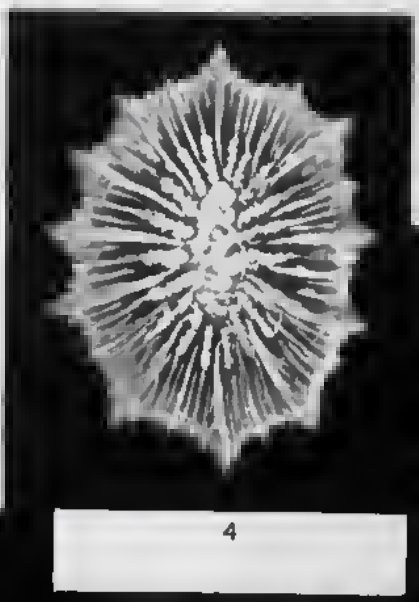
Source : MNHN, Paris

1

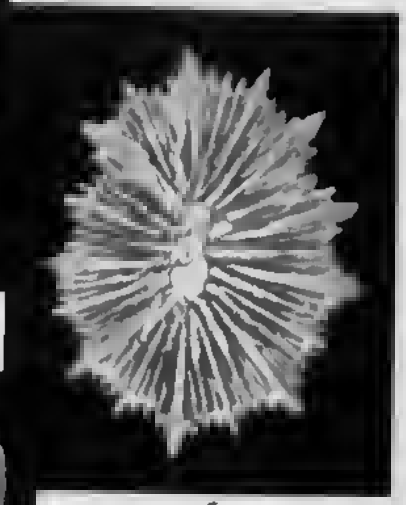


2

3

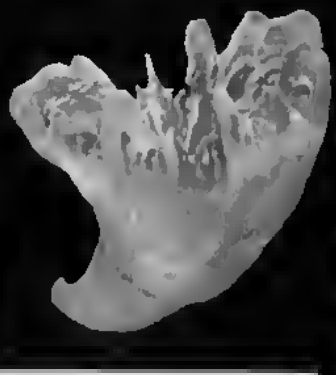


4

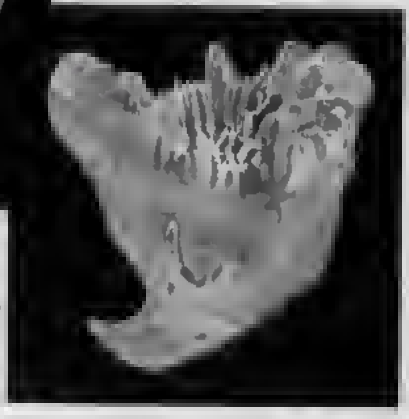


5

6



7



8

BIB. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

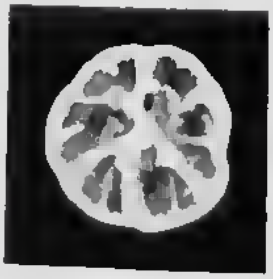
Source : MNHN, Paris

Planche II

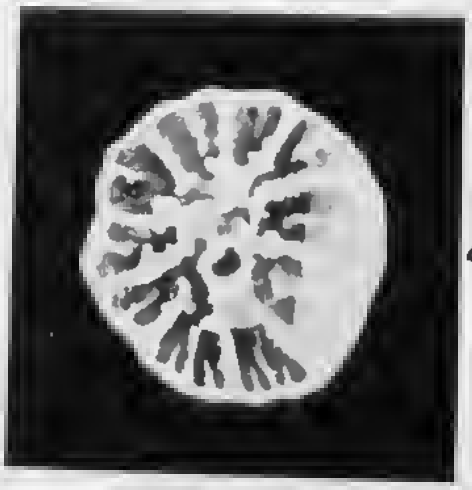
Photographies des stades essentiels de l'ontogenèse de *Caryophyllia cyathus*. Légende dans le texte.

Source : MNHN, Paris

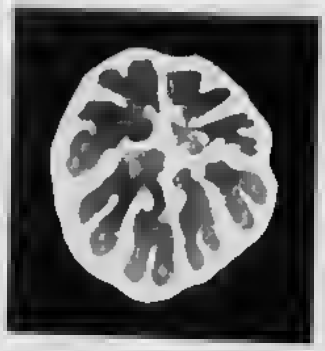
1



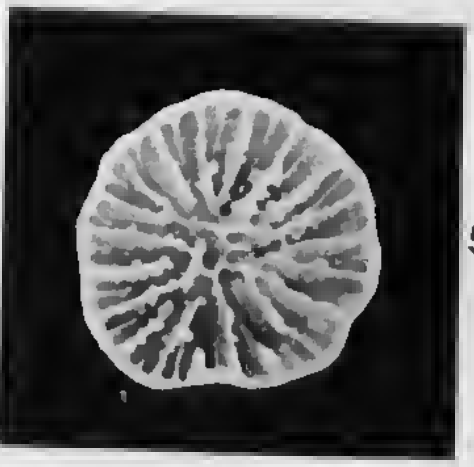
2



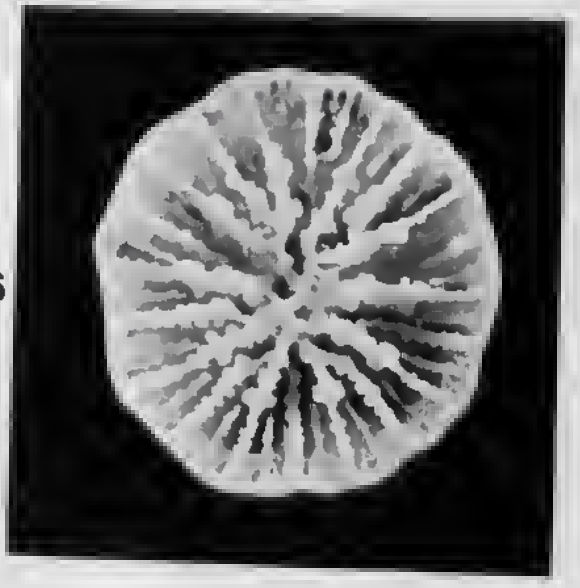
4



3



5



6

564020 6

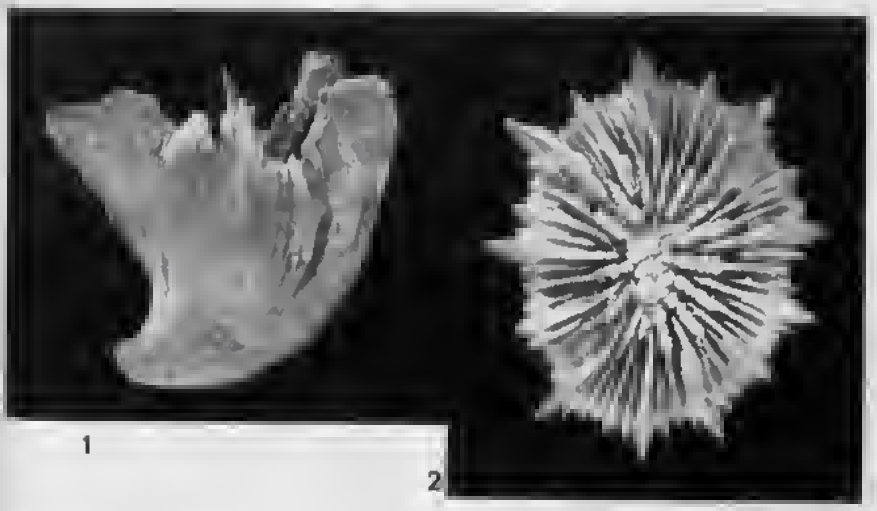
BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Planche III

FIG. 1 et 2. Échantillon de *Cerotocyathus cf. zanclaeus* (Faces calicinales et profils) (G. 2).
FIG. 3, 4 et 5. — Figuration de deux des échantillons étudiés du *Ceratotrochus multispinosus* (G. 2).
FIG. 6 et 7. Face calicinale et profil d'un échantillon de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* du groupe I (G. 1, 4).
FIG. 8 et 9. Face calicinale et profil d'un échantillon de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* correspondant à la zone apicale (zone « de développement ») de l'échantillon précédent (G. 3, 5).
FIG. 10 et 11. Face calicinale et profil d'un échantillon d'*Edwardsotrochus duodecimcostatus* du groupe III (G. 2).

Source : MNHN, Paris



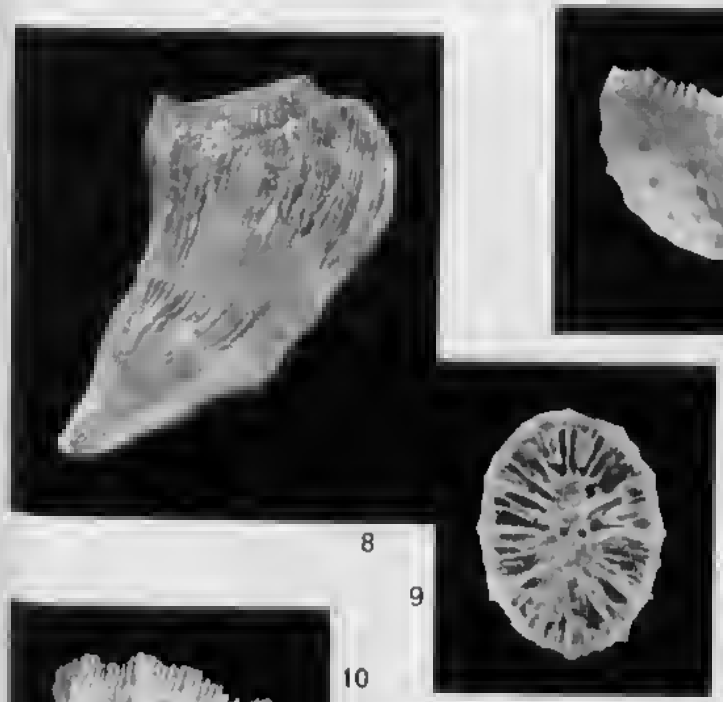
1

2

3

4

5

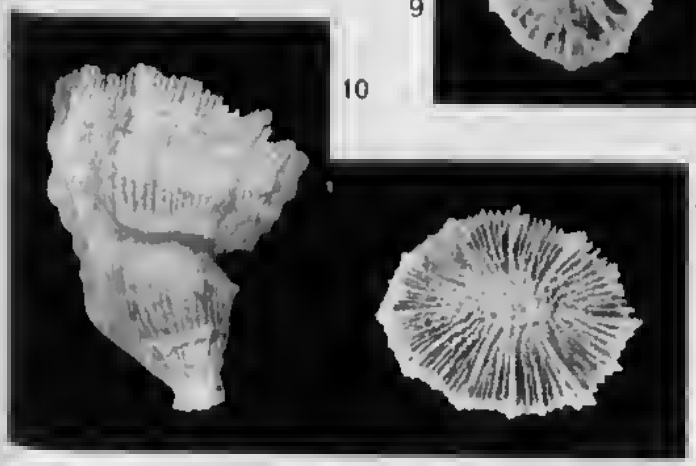


8

9

6

7



10

11

4 A.

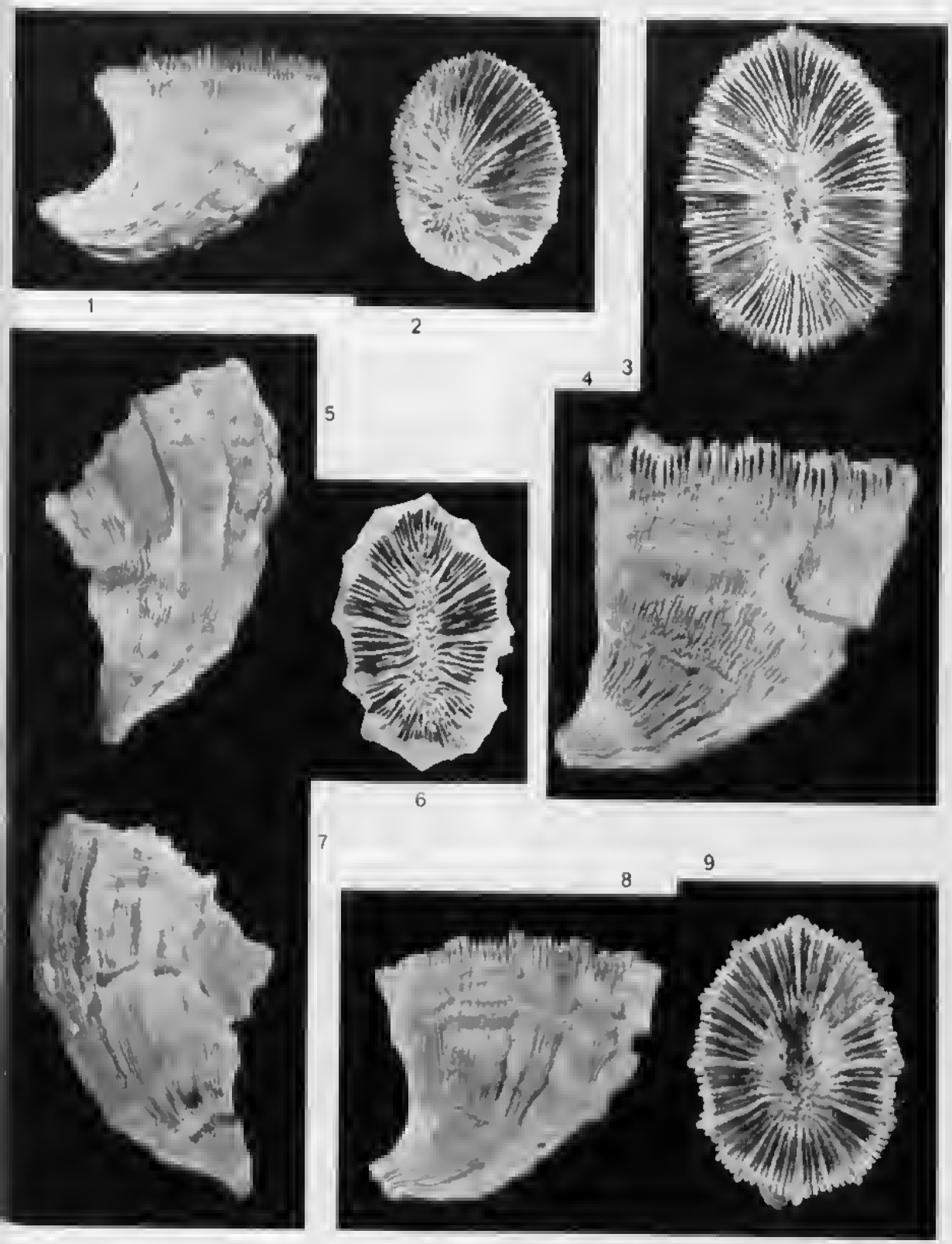
BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Planche IV

FIG. 1 et 2. *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : échantillon du groupe III (G. 2).
FIG. 3 et 4, 8 et 9. — *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : faces calicinales et profils d'échantillons du groupe II (G. 2).
FIG. 5, 6 et 7. – Profils et face calicinale d'un échantillon du groupe interméiliaire (G. 3).

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris

Planches V et VI

Photographies des sections figurées planches 11 et 12 : ontogenèse de *Edwardsotrochus duodecimcostatus* : groupe II.

Source : MNHN, Paris

1

2

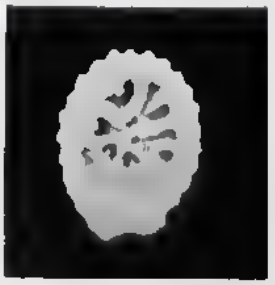
3

4

5

6

7



8

9

10

11

12

13

14

15

16

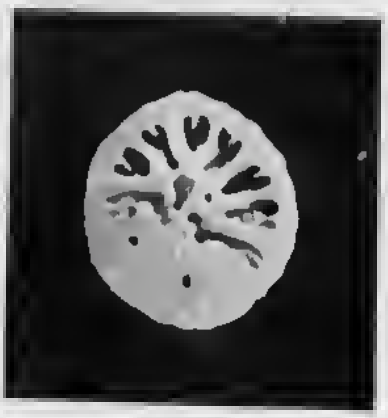
BIBL DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

17

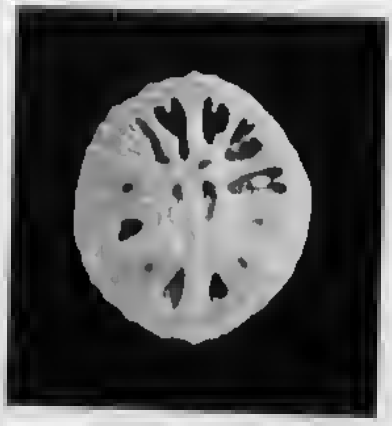
18



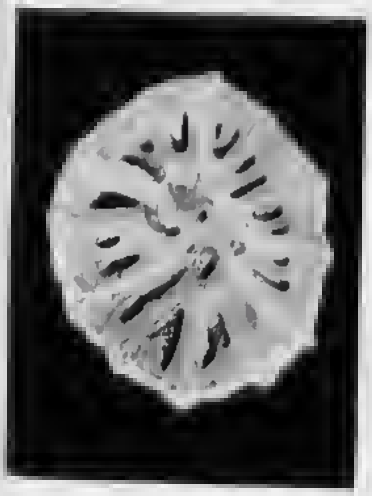
19

20

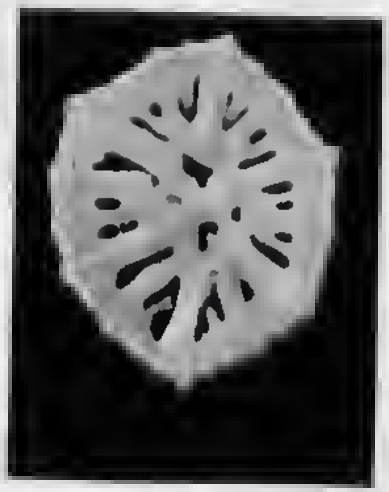
21



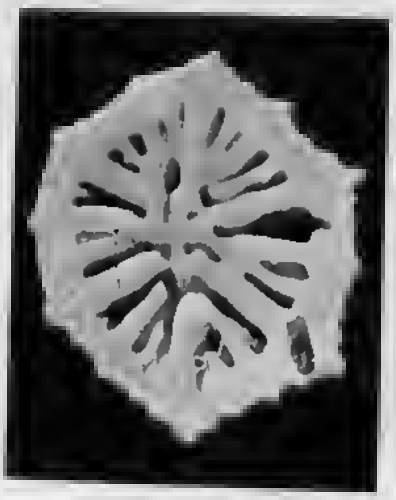
22



23



24



25

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

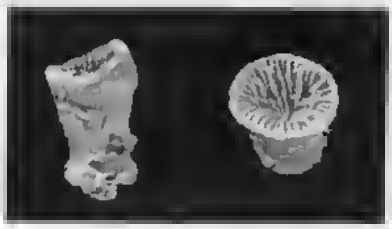
Planche V II

Fig. 1 et 2, 3 et 4, 6 et 7. - Faces calicinales et profils de quelques échantillons de *Paracyathus turonensis* (G. 2).
Fig. 5. — *Paracyathus procumbens* : échantillon montrant la structure columellaire (G. 3).
Fig. 10 et 11. — *Paracyathus procumbens* : face calicinale et profil (G. 3).
Fig. 8 et 9. *Paracyathus caryophyllus* : face calicinale et vue apicale du même échantillon. Sur cette dernière, l'organisation bilatérale de l'appareil septal est visible avec évidence.
Fig. 12 et 13, 14 et 15. Deux échantillons de *Thecocyathus tintinnabulum* (G. 4).

Source : MNHN, Paris

1

2



3 4

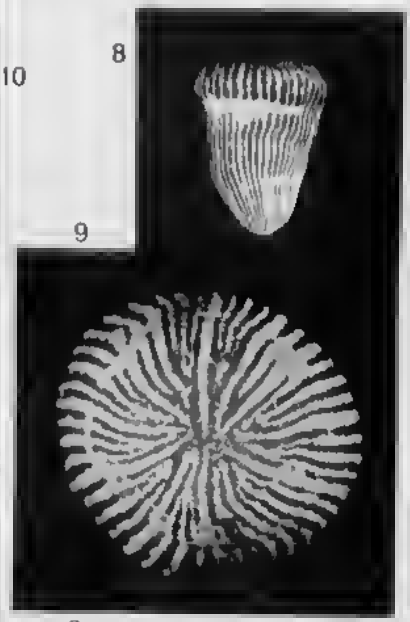
5

6

7

10

11



8

9

9

12

13

14

15

BIBLIOTHÈQUE DU MUSÉUM D'HIST. NAT.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris